

NINA Temahefte 33

# Økosystemdynamikk:

menneskelig påvirkning  
på biologisk mangfold

NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005



LAGSPILL



ENTUSIASME



INTEGRITET



KVALITET

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger



# Økosystemdynamikk:

menneskelig påvirkning  
på biologisk mangfold

NINAs strategiske institutt-  
programmer 2001-2005

Norsk institutt for naturforskning

Jonsson, B. & Yoccoz, N. G. (eds.). 2005. Økosystemdynamikk: menneskelig påvirkning på biologisk mangfold. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. - NINA Temahefte 33. 89 pp.

Trondheim, desember 2005

ISSN: 0804-421X

ISBN: 82-426-1615-9

#### RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

#### DESIGN OG LAYOUT

Kari Sivertsen, NINA

#### FORSIDEBILDE

Karl-Birger Strann NINA (manipulert i photoshop)

#### OMSLAGSFOTO

P. Jordhøy, B. Dervo, K. Kringstad, T. Anker-Nilssen, NINA

#### OPPLAG

600

#### NØKKELORD

adaptiv forvaltning - biologisk mangfold - ernæringsmessige interaksjoner - kaskadeeffekter - menneskelig aktivitet - produktivitet - økosystem forskning - økosystem forvaltning

#### KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA Trondheim  
NO-7485 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 73 80 14 01

NINA Oslo  
Postboks 736 Sentrum  
NO-0105 Oslo  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 22 33 11 01

NINA Tromsø  
Polarmiljøsentret  
NO-9296 Tromsø  
Telefon: 77 75 04 00  
Telefaks: 77 75 04 01

NINA Lillehammer  
Fakkeltgården  
NO-2624 Lillehammer  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 61 22 22 15

<http://www.nina.no>

# NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005

I perioden 2001-2005 har NINA gjennomført fire strategiske instituttprogrammer (SIPer). Programmene, som har bestått av langsiktig og målrettet forskning, framkom gjennom dialog mellom NINA, Basisbevilgningsutvalget under Norges forskningsråd og Direktoratet for naturforvaltning (DN). For NINA er de strategiske programmene grunnleggende for opprettholdelse og videreutvikling av fagkompetansen rettet mot miljøforvaltningen. Gjennom programmene styrkes fagkompetansen innen områder der NINA tradisjonelt har vært sterke, og hjelper oss til å utvide kompetansen til nye områder der forvaltningen trenger naturforskning. Dette gjøres gjennom kompetanseoppbygging av instituttets egne forskere og teknisk ansatte, og ved rekruttering av nye medarbeidere der dette er ønskelig eller nødvendig. I programmene har man lagt vekt på å publisere resultatene i internasjonale fora etter hvert som de har framkommet, så vel som å gjøre dem kjente i relevante, nasjonale sammenhenger. På denne måten er programmene vesentlige for å sikre NINAs stilling i markedet spesielt, styrke vår nasjonale kompetanse innen miljøforskning generelt, samt at de er viktige elementer i NINAs nasjonale og internasjonale forskningssamarbeid.

De fire programmene har omhandlet Kystøkologi, Areal og landskapsanalyse, Effekter av menneskelig bruk på økosystemene og Konsekvensundersøkelser. De tre første er rene NINA-programmer, mens det fjerde er et fellesprogram i Miljøalliansen der NINA har vært ett av fem deltakende institutter.

Gjennom rekken av sluttrapporter gir vi en samlet framstilling av hovedresultatene så langt. Forskning er imidlertid en langsiktig, intellektuell prosess. Selv om feltarbeid og analyser nå i hovedsak er avsluttet, venter vi at nye publikasjoner fortsatt vil

komme, basert på de studiene som her har vært utført. Sluttrapportene markerer imidlertid den offisielle avrundingen av programmene.

Den økonomiske støtten til prosjektene under programmene har vært flersidig. Mange av delprosjektene har fått ekstern økonomisk støtte, for eksempel fra Forskningsrådet, EU og/eller forvaltningen i tillegg til den støtten som programmene selv har gitt. Dette har økt omfanget av prosjektene, og gitt dem nyttig kvalitets-sikring underveis ved søknads- og framdriftsevaluering. I tillegg har dette vært med på å sikre relevansen for samfunnet av den forskningen som har vært utført både i nasjonalt og internasjonalt perspektiv. Denne flersidigheten ved finansieringen har vært vesentlig for å gi prosjektene det volumet som har vært nødvendig for gjennomføringen av moderne miljøforskningsprogrammer. Vi mener dette er en god modell som har vært brukt i alle instituttprogrammene NINA har drevet.

Det er vårt håp og tro at forvaltningen og samfunnet for øvrig, vil finne sluttrapportene nyttige og interessante. Ønsker man imidlertid å gå dypere inn i enkeltresultatene henvises det til de vitenskapelige publikasjonene som kommer fra programmene. Rapportene er gitt i en populær form, og man har i liten grad valgt å gå inn på metodikk, forsøksbetingelser og statistisk analyse. Dette blir bare gitt i de separate artiklene som publiseres fra delprosjektene.

Det er med stor glede NINAs forskere gir denne oppsummeringen, og de vil samtidig rette en stor takk til alle de som har bidratt til å gjøre prosjektene vellykket.

Einar M Hjorthol  
Adm direktør

# Sammendrag

Jonsson, B. & Yoccoz, N. G. (eds.). 2005. Økosystemdynamikk: menneskelig påvirkning på biologisk mangfold. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. - NINA Temahefte 33. 89 pp.

NINAs strategiske program om menneskelig påvirkning av økosystemer har fokusert på introduksjoner av nye arter, treslagskifte og bruksendringer i skog, habitat fragmentering, høsting og beiting. Forskningen har også gått inn på effekter av forurensning og klimaendringer og hvordan påvirkninger kan få ringvirkninger i systemene. Undersøkelsene har vært gjort i skogen, på fjellet og i ferskvann.

Kystbjørkeskogene har begrenset utbredelse, og Norge er blant de nasjonene som har ansvaret for forvaltning av dem. Mange steder i Nord-Norge har det i disse skogene skjedd et skifte i treslag fra bjørk til planting av gran. Effektene av granplantingen på andre organismer som lever i skogen, avhenger av deres evne til å ta i bruk det nye habitatet, og/eller evnen til å trekke til områder der de kan trives bedre. På landskapsnivå avhenger betydningen av treslagsskiftet av hvilken skogstype det er som beplantes. Rike lauvskoger skiller seg både fra fattige lauvskoger og granplantasjer ved større forekomst av fugler, snegler og meitemark. Fattige lauvskoger har lav artsrikdom, og skiller seg ikke nevneverdig ut fra granplantasjene når det gjelder forekomsten av fugler, snegler og meitemark. De rike lauvskogene har begrenset utbredelse, og er sterk utsatt for arealbruksendringer.

På Vestlandet har kystlandskapet mange steder blitt endret i senere år ved at man har plantet bartrær til erstatning for lauvskogen. Sitkagran (*Picea sitchensis*) er en av de nye treslagene som man har forsøkt. Sitkagrana er plantet i tette bestander med skyggedekt skogbunn. Strølaget er tykt, nesten uten undervegetasjon. Plantinger med norsk gran (*P. abies*) er mindre tette slik at skogbunnen blir lysere, og det blir noe mer undervegetasjon av moser og karplanter. Bjørkeskog har imidlertid en enda bedre utviklet undervegetasjon med moser og en variert sammensetning av urter. Som følge av endrede lys- og jordbunnsforhold, endres også faunaen av jordbunnsdyr og sopp. Virkningen av treslagskiftet er imidlertid begrenset, fordi det fortsatt er store arealer som ikke er berørt.

Nye treslag som man innfører, kan spre seg slik plantet lerk (*Larix decidua*) er et eksempel på. Før man innfører en ny art, bør man vurdere dens spredningsevne. Over tid kan det hos arten skje en genetisk tilpasning til de nye miljøforholdene. Så selv om den

innførte arter bare plantes lokalt, kan den over tid få vid spredning. Når spredningen har skutt fart, er det i seneste laget å sette inn oppryddingstiltak.

En stor del av Norge består av fjell, og store områder beites av rein og sau. For samisk kultur spiller tamreindriften en nøkkelrolle. Høye reinantall med meldinger om overbeiting og store rovdyrskader de siste årene, har imidlertid satt næringen i et negativt lys. Steder med sparsom vegetasjon er mest utsatt for overbeiting og endring av den lokale artssammensetningen.

Høsting av rein og tilgang til gunstige vinterbeiter har konsekvenser for dynamikk, slaktevekter og produksjon av rein. I områder uten kontinentale vinterbeiter som Nordland og Troms, holdes reinantall og slakteuttak på et lavt nivå. Disse områdene har store dyr med lav produksjon, noe som sannsynligvis er en tilpasning til vanskelige vinterforhold. Resultatet er at reinantallet i disse områdene holder seg godt under naturens bæreevne. I områder med kontinentale vinterbeiter, som Finnmark og i Sør Norge, ser bestandene derimot ut til å kunne vokse utover bæreevnen. På lang sikt er derfor reindriften i disse områdene avhengig av intensiv høsting. I en del distrikter der man høster intensivt, holdes reinantallet stabilt, vektene er høye, og sårbarheten for dårlig vinterklima og rovdyr er lav. I andre distrikter, spesielt i fellesbeiteområdene i Finnmark, varierer reinantallet nesten uavhengig av høstingen. Dette resulterer i lav produksjon, lave slaktevekter, et fluktuerende reinantall, og stor sårbarhet overfor vanskelige vintre. I disse områdene ønsker man store flokker framfor høy produksjon. Denne situasjonen opprettholdes gjennom økonomisk subsidiering av næringen. Rovdyrskadeerstatningene har en slik virkning og sementerer en ikke-bærekraftig situasjon.

Sauebeiting kan utarme vegetasjon og biologisk mangfold i beiteområdene i fjellet, eller bidra til økt produktivitet og mangfold. Beiteeffekten varierer i forskjellige romlige skalaer avhengig av områdets næringsstatus og beitetrykk, og påvirker vegetasjon og dyr som hare, lemen, rype, småfugl og insekter.

I barskogen er klauvdyr som elg og rådyr viktig vilt. De høstes ikke bare av oss mennesker, men også av de store rovdynene. Ulv og gaupe er to viktige predatorer som gir nye utfordringer for høstingen av hjorteviltet. Økningen av gaupe- og ulvbestandene i Skandinavia bidrar til å restaurere de opprinnelige økologiske prosessene. Rovdyr har flere effekter på byttedyrene enn bare å drepe dem. Byttedyrene kan forandre atferd og habitatbruk, og predasjonen vil forandre forholdene for mange åtselere og nedbrytere. Predasjonen fører til at forvaltningen av hjortevilt mange steder må endres ved at høstingsnivået reduseres. Det er lite sannsynlig at økte bestander av gaupe og ulv vil føre til såkalte "kaskadeeffekter" i økosystemet i Skandinavia, slik man har sett i

Yellowstone National Park, USA. Der har svært høye ulvetettheter gitt dramatiske effekter på bestandsdynamikk og atferd hos klauviltet. Hos oss forhindres dette ved at de politisk bestemte målene for antallet gaupe og ulv er lave.

Ferskvannssystemene er i stadig endring på grunn av overgjødning og ulike fysiske inngrep. I løpet av de siste 30 årene har Målsjøen i Sør-Trøndelag, en av Norges best undersøkte innsjøer, fått dårligere vannkvalitet. Økt tilførsel av organisk stoff har forringet oksygenforholdene på dypet og redusert fjærmyggsamfunnet. Produksjonen av røye og lake har avtatt på grunn av oksygenvinn og nedslamming av gyteområdene. Ved at røya praktisk talt har forsvunnet, har det pelagiske samfunnet for øvrig også blitt endret ved at store arter vannlopper har blitt mer vanlige. Slike endringer som berører flere ledd i næringskjeden kalles kaskadeeffekter.

Vannkjemiske forhold er ikke det eneste som påvirker fiskeartene. Konkurransen innen og mellom arter så vel som utviklingshistoriske forhold, er også av betydning. Dette ble demonstrert ved innhegningsforsøk med røye og ørret i Songsjøen, Sør-Trøndelag. Røyas tilvekst avtok med økende røyetetthet. Tetthetsavhengigheten skyldes ikke at fisken spiste mindre når tettheten ble høy, men dårligere utnyttelse av næringsinnholdet i maten. I innhegningene var røyas diett lite påvirket av konkurransen fra ørret. De spiste mest små krepssdyr, om de var alene eller sammen med ørret. Små røye var mindre påvirket av økt tetthet, enn større røye. De små røyenes fortrinn fremfor de større kan skyldes at de beiter mer effektivt på små krepssdyr, og at større fisker ikke greier å slåss seg til fortrinn. Hvis formålet er å bedre tilveksten til småfalten røye, er det derfor viktig å tynne blant de små fiskene.

Eksperimentene i Songsjøen tyder på at røye og ørret har utviklet forskjellig næringsvalg. Små røye fra slike bestander gjør det best på en diett av små krepssdyr, og vil hovedsakelig spise dette framfor større bunndyr, selv om ørret ikke er tilstede.

Fiskeproduksjonen i en lokalitet er påvirket av rekrutteringen av ungfisk. Hos laks kan fordelingen av gytegrøper være mer begrensende for avkomproduksjonen enn antallet gytegrøper. Dette er vist gjennom eksperimentell testing med ulike laksetettheter i Ingdalselva, Sør-Trøndelag. Overført til andre laksevassdrag betyr dette at beskatningen bør legges opp slik at gytebestanden, når fisket er over, blir mest mulig jevnt fordelt langs hele elvestrengen.

Konkurransen mellom arter påvirker produksjonen av laks og ørret. Når samlet tetthet er høy, kan laksungene begrense aureproduksjonen. I Ingdalselva, som er relativt stri, har laksungene konkurransemessig fortrinn over ørret på grunn av sin mer strømtilpassede kroppsform. I stilleflytende vassdrag, derimot, vil auren kunne ha konkurransefordel på grunn av høyere aggressivitet.

I Ingdalselva kan utsatte laksunger øke predasjonstrykket på de virvelløse dyrene i elva. Effekten ser ut til å være størst på store steinfluelarver. Siden flere av disse er predatorer selv, kan fiskens predasjon på dem øke tettheten og mangfoldet av andre, mindre arter av vanninsekter og andre virvelløse dyr. Den økte fiskepredasjonen kan således føre til en totalt sett økt artsdiversitet av ferskvannsinsekter i vassdraget.

Selv om de enkelte ferskvannslokalitetene kan bli betraktet som øyer i landskapet, er det ofte kontakt mellom bestandene som lever på hver enkelt "øy". Det er for eksempel kontakt mellom forskjellige laksepopulasjoner gjennom fiskens feilvandring mellom elver, hvilket er viktig for bestandenes genetiske mangfold. Innerst i Sognefjorden er én stor laksebestand (i Lærdalselva) truet av parasitten *Gyrodactylus salaris*. Beregninger tyder imidlertid ikke på at dette har gitt et uakseptabelt tap av genetisk variasjon hos laksen i indre Sognefjord. En slik konklusjon tar imidlertid ikke hensyn til mulig tap av genetisk variasjon og tilpasninger som er spesifikke for Lærdalselva. En annen forutsetning er at parasitten ikke sprer seg til de andre elvene i Sognefjorden. Dersom det skjer, vil laksen i indre deler av Sognefjorden komme ned på et så lavt nivå at genetisk variasjon raskt vil gå tapt.

Hos ørreten i Ingdalselva, er den genetiske strukturen kun i begrenset grad knyttet til vassdragets struktur. Avstand mellom bestander, og hvilken sideelv de levde i, så ut til å være viktigere strukturerende faktorer for ørretens genetiske variasjon enn to vandringshindre (fusser). Dette tyder på at ørretens atferd (stedbundethet) er like viktig som fysiske hindre i å strukturere det genetiske mangfoldet.

Til sammen viser dette at en hel rekke forhold påvirker bestandsutvikling og diversitet i biologiske samfunn. Dette gjelder både økosystemenes naturgitte forutsetninger og forhold som påvirkes av oss mennesker, og som vi må ta hensyn til ved vår forvaltning av systemene.

Bror Jonsson, Norsk institutt for naturforskning,  
Dronningensgt. 13, Postboks 736 Sentrum, NO-0105 Oslo

# Forord



Foto: Karl-Birger Strann

I senere år har man fått nye utfordringer i økologien, utfordringer som at naturen ikke er statisk, men i stadig forandring, romlig økologi og funksjonelle implikasjoner av systemenes biologiske mangfold. Man har lenge vært klar over at organismers fordeling og utbredelse, mangfold og atferd er påvirket av andre arter, men det er først i løpet av de siste år at denne forståelsen i stort omfang har blitt nedfelt i økologisk forskning. Man er i ferd med å forkaste det tidligere, statiske bildet av en statisk natur i balanse, og i fullt monn akseptere betydningen av tidsmessig og romlig variasjon.

Økosystemvariasjoner, enten de er menneskeskapt eller naturlige, påvirker systemenes mangfold, samtidig som mangfoldet i seg selv påvirker økosystemets evne til å motstå endringer. Økt forståelse for denne tosidigheten representerer en betydelig faglig utfordring. Et hovedmål for NINAs strategiske instituttprogram "Menneskelig påvirkning: Konsekvenser av bruk og høsting på økosystemdynamikk og biodiversitet" har vært å karakterisere sammenhengene mellom økosystemenes oppbygning (inkludert biologisk mangfold) og økosystemenes funksjoner.

Økosystemene beskrives best ved sine dynamiske endringer. Disse skyldes eller påvirkes av forskjellige typer naturlige og menneskepåvirkede forstyrrelser (for eksempel flom, skogbrann, høsting og klimaendring). Nordlige områder er sannsynligvis mer påvirket av naturlige forstyrrelser enn f. eks. tropene, og ulike arter er trolig påvirket av forstyrrelser på ulik skala (både i tid og rom). Vi har sett det som viktig å karakterisere disse naturlige og menneskeskapt forstyrrelsene i forhold til størrelse/areal og intensitet.

NINA har bygd opp kompetanse vedrørende effekter av menneskelig aktivitet på biodiversitet på individs-, populasjons- og artsnivå. Det har vært et mål for dette strategiske programmet å videreutvikle denne kompetansen til studier av økosystemene inkludert effekter av menneskelig aktivitet på økosystemnivå. Gjennom programmet har vi økt vår forståelse for hvordan systemene virker, og hvordan menneskelig aktivitet påvirker stabilitet og struktur i skogen, på fjellet, i elver og innsjøer. Vi har utviklet et bedre verkstøysett for å vurdere konsekvenser av menneskelig aktivitet i forkant av mulige inngrep, og

kan bedre rådgje forvaltningen om hvordan eventuelle skadevirkninger best kan reduseres. Programmets måloppfyllelse synes å være i godt samsvar med det stadig økende behovet for økt kompetanse innen nye trender innen økosystemforskning.

Til sammen ni prosjekter er gjennomført i perioden 2001-2005, og rapporteres i dette temahefte. Ved siden av den økonomiske støtten som gis gjennom dette programmet, har mange av prosjektene mottatt delfinansiering fra Norges forskningsråd, Direktoratet for naturforvaltning og/eller EU.

Vi vil med dette takke prosjektmedarbeidere, finansierere, og andre som har bidratt til å gi programmet en vellykket gjennomføring.

Oslo og Tromsø, desember 2005

Bror Jonsson  
Nigel G. Yoccoz  
programkoordinatorer



# Innhold

NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005.....	3
Sammendrag.....	4
Forord.....	6
1 Menneskelig påvirkning: Konsekvenser av bruk og høsting på økosystemdynamikk og biodiversitet.....	9
2 Landskapsendringer og treslagsskifte i nord-norske kystbjørkeskoger.....	15
3 Økologiske effekter av fremmede treslag i kyst-områdene.....	23
4 Reindrift og fjelløkosystemet.....	33
5 Sau og fjelløkosystemet.....	41
6 Hvilke konsekvenser har økende bestander av ulv og gaupe for bærekraftig bruk av hjorteviltressursene?.....	51
7 Målsjøen 30 år etter – forringelse av vannkvaliteten har ført til kaskadeeffekter på ferskvannssamfunnene.....	59
8 Konkurransen innen og mellom fiskearter - innhegningsforsøk..	67
9 Ingdalselva - et vassdrag med nyeetablert laksebestand.....	71
10 Metapopulasjoner i ferskvann: mangfold og forvaltning.....	79
11 Ny viten.....	86
12 Publikasjoner fra programmet.....	87



Foto: Karl-Birger Strann

# 1. Menneskelig påvirkning: Konsekvenser av bruk og høsting på økosystemdynamikk og biodiversitet

Nigel G. Yoccoz og Bror Jonsson

*NINAs strategiske program har fokusert på viktige, menneskelige aktiviteter i tilknytning til ferskvann, fjell og skog og effekter av disse: introduksjoner av nye arter, treslagsskifte og bruksendringer i skog, habitat fragmentering, høsting og beiting. Forurensning og globale endringer (både klimaendringer og effekter av langtransportert nitrogen) ble studert sammen (og sammenlignes) med de overnevnte påvirkningsfaktorene. Vi gir her en kort bakgrunn for hvorfor forskning på sammenhenger i økosystemene har fått økt forvaltningsinteresse i senere år.*

## Økosystemene er i endring

Vi er avhengige av økosystemenes avkastninger – gjennom forsyning av mat og drikkevann, men også fordi mange av våre opplevelser er knyttet til naturen. Vi ser samtidig at økosystemene og deres mangfold gradvis blir sterkere påvirket av menneskepåførte endringer, spesielt habitatødeleggelse, høsting, spredning av introduserte arter, og klima. Generelt er det liten tvil at naturlig mangfold er synkende, selv om retningen på lokale endringer kan variere. I senere år har man sett flere tilfeller av ekstreme klimaforhold med store konsekvenser for økosystemprosessen: for eksempel var gjennomsnittlig europeisk sommertemperatur i 2003 hele 6 °C over normalen, hvilket resulterte i 30 % reduksjon i primærproduksjon for kontinentet som helhet. Det har også blitt klart at økosystemene kan ha sterk tilbakevirkning på klimasystemet. Eksempelvis kan de siste års økning i busk- og tredekningen på den arktiske tundraen i Alaska få 2-7 ganger større virkning på sommertempe-

raturen, enn det den direkte effekten av endringer i snødekke har. I tillegg til slike storskala-endringer, skjer det forandringer også lokalt gjennom endringer i beitebruk, høstingsstrategier og skogsbruk. Vår kunnskap om konsekvenser av slike endringer på økosystemer er begrenset, hvilket gjør en langsiktig og bærekraftig forvaltning vanskelig. I senere år er det tatt flere initiativer for å bygge opp internasjonal og nasjonal kunnskap om økosystemene og betydningen av deres mangfold. Det best kjente, internasjonale initiativet er FNs "the Millenium Ecosystem Assessment" knyttet til "Millenium Development Goals", der det er satt spesifikke mål for utviklingen. NINA har svart på samme utfordring gjennom sitt strategiske instituttprogram "Menneskelig påvirkning: Konsekvenser av bruk og høsting på økosystemdynamikk og biodiversitet", finansiert av Norges forskningsråd. Programmet fokuserer på noen norske økosystemer og viktige påvirkningsfaktorer på disse.

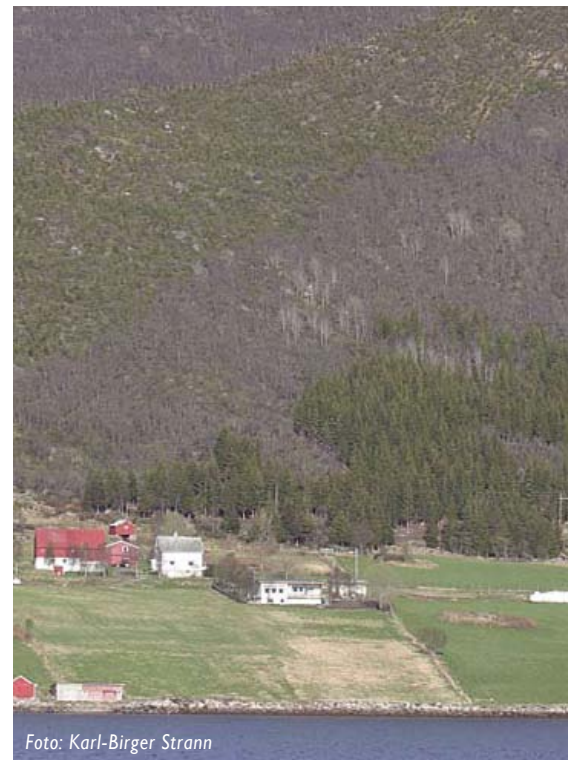


Foto: Karl-Birger Strann

## Næringsnettene er sentrale

Både i forskning og forvaltning har det de siste årene vært en forsterket fokus på betydningen av trofiske (ernæringsmessige) sammenhenger for økosystemenes avkastning, struktur og dynamikk. Kunnskapen om at de trofiske sammenhengene i naturens mange næringsnett er viktige for økosystemenes dynamikk, er ikke ny. Eksempelvis begrunnet den berømte amerikanske økologen Aldo Leopold rundt 1930-1940 at bevaring av ulvebestander var viktig for bevaring av naturskog. I Norge har sammenhengene mellom smågagere, småvilt og deres predatorer vært et viktig forskningstema helt siden midten av forrige århundre. Men det nye man fokuserer på nå er: (1) hvordan redusert biologisk mangfold virker inn på økosystemprosesser (primærproduksjon og systemenes stabilitet eller motstand mot endring), (2) styrken i de ernæringsmessige sammenhengene (for eksempel mellom rovdyr og byttedyr eller mellom planteetere og vegetasjon), og (3) næringsnettens oppbygning og dynamikk.

Helt nylig har man også begynt å integrere disse forskningsfeltene. Prosjektene som ble igangsatt i NINAs strategiske instituttprogram, fokuserer på disse sidene ved økosystemforskningen.

Både forvaltning av økosystemer og forskning på økosystemprosessene har brukt mange begreper som ofte er uklare i praksis, eller som er vanskelige å bruke på nordlige økosystemer. Vi gir derfor definisjoner av noen klassiske økosystembegreper (**Faktaboks 1.1**). Alle definisjonene har implisitt eller også eksplisitt en skalaavhengighet, både i tid og rom. I denne innledningen gir vi videre en innføring til (1) internasjonal forskning på sammenhengen mellom biologisk mangfold og økosystemfunksjoner. Dette temaet er viktig for forståelsen av økosystemkonsekvensene ved endringer i biologisk mangfold (men har ikke vært noe hovedtema i instituttprogrammet), (2) empiriske og teoretiske utfordringer knyttet til studier av trofiske sammenhenger, og (3) viktige utfordringer for økosystemforvaltningen.

### Ernæringsmessige sammenhenger: kjedereaksjoner og kontroll

Det finnes mange eksempler på hvor viktige ernæringsmessige (trofiske) sammenhenger og kjedereaksjoner (kaskader) er for økosystemenes dynamikk: (1) Dynamikk og mangfold av småpattedyr i Fennoskandia og Arktis har sammenheng med rovdyrsamfunnenes mangfold, spesielt fastboende spesialister som snømus og røyskatt, fastboende generalister som rødrev og nomadiske spesialister som perleugle, haukugle og fjellvåk. Samtidig har smågnagernes bestandsvariasjoner stor effekt på vegetasjonen. (2) I fjellområdene i USA har utryddelsen av store rovdyr, og spesielt ulv, gitt økning i enkelte hjortedyrarter og nedbeiting av noen planter som vier og osp. (3) Innføring av fjellrev på øyer i Alaska har redusert sjøfuglbestandene. Dette har redusert gjødslingseffektene og

## Faktaboks 1.1

### DEFINISJONER AV ØKOSYSTEMBEGREPER

#### Økosystemforvaltning

*Økosystemforvaltning er forvaltning som fokuserer på økosystemprosesser, som rovdyr-byttedyrinteraksjoner, produktivitet og variabilitet i biomasse/tallrikhet hos utvalgte grupper. Bevaring av prosessene kan i et langsiktig perspektiv være viktigere enn bevaring av individuelle arter. Økosystemforvaltningen har større skala og et videre perspektiv enn forvaltning av enkeltarter, og den omfatter også de samfunnmessige prosessene. Adaptiv forvaltning av økosystemer innebærer en suksessiv integrering av overvåkning, økologisk kunnskap og forvaltning. Den har til hensikt å inkludere usikkerheten som følger av mangelfull kunnskap og usikkerhet i de økologiske prosessene.*

#### Økosystemtjeneste og økosystemfunksjon

*Dette gjelder forhold og prosesser der naturlige økosystemer og arter hjelper og understøtter vårt menneskelige samfunn. Det inkluderer både goder som mat og drikkevann og fordeler for eksempel knyttet til estetiske og etiske verdier. Man har ofte brukt økosystemfunksjon og økosystemavkastninger som to synonymer. Økosystemavkastning gjelder imidlertid de funksjonene som er relevante for mennesker, mens økosystemfunksjonene omfatter: (1) kapital/lager som massen av det som er biologisk produsert, (2) strømmen av stoffer og produktiviteten i økosystemene, og (3) stabiliteten til biomasselageret og stofftransporten over tid, og systemets tøyelighet mot forstyrrelse.*

#### Økosystemintegritet

*Et økosystem beholder sin integritet hvis både komponenter (sammensetning og oppbygningen av økosystemet) og funksjon (funksjonsmessige forhold mellom komponentene) er beholdt. Det kan være hensiktsmessig å la integriteten ta utgangspunkt i mennesket: en viktig funksjon i et økosystem er å yte ulike former for tjenester (beiting, høsting, skogbruk, vannrensing, osv.). Funksjon er viktigere enn struktur i denne sammenheng. Funksjonene kan beholdes selv om strukturen endres. Blant annet er økosystemmotstand, økosystemtøyelighet og økosystemvariabilitet brukt til å beskrive økosystemfunksjonen. Økosystemmotstand måler hvor mye en økosystemvariabel lar seg påvirke av en ekstern forstyrrelse. Økosystemtøyelighet beskriver hvor fort en økosystemvariabel går tilbake til en referanseverdi etter ytre forstyrrelse. Økosystemvariabilitet er varians eller et annet mål på variasjon (f. eks. varianskoeffisienten) av en økosystemvariabel. Økosystemstruktur beskriver hvordan komponenter på forskjellige nivåer (bestand, art, samfunn) og samvirke mellom disse komponentene og mellom komponentene og det ikkelevende miljøet, er sammensatt i tid og rom.*

gitt endringer i vegetasjonen. (4) I Canada har man funnet at bestandssvingningene hos snøskohare er avhengige av både rovdyr-samfunnene (spesielt gaupe og præriedulv) og plantesamfunnene. Man må således se på tre ernæringsmessige nivåer i næringsnettene for å forstå forandringene i økosystemet som både er drevet av predatorer (ovenfra og ned) og ressurser (nedenfra og opp). Alle disse eksemplene har relevans for norske økosystemer.

Mye av økosystemforskningen de siste årene har forsøkt å gi en bedre forståelse av næringsnettenes oppbygning, spesielt hvor mange og hvor sterke de ernæringsmessige sammenhengene er. Målingen av næringsnettenes styrke byr på en stor utfordring. I litteraturen er det gitt mer enn 20 forskjellige metoder til å gjøre dette. De fleste av metodene er enten eksperimentelle, eller de består av omfattende studier av artenes diett, tetthet og dynamikk over flere forskjellige næringsnivåer. I de fleste av de eksperimentelle (og delvis også observasjonsmessige) studiene av biodiversitetseffekter på økosystemfunksjonene, har man gjort endringer i bare ett av næringsnivåene. Ofte har man brukt planter slik at man har lite generell kunnskap om effekter på mangfold, tallrikhet og dynamikk i byttedyr-/plantesamfunn av forandringer i rovdyr-/planteetersamfunn. Slike studier er en utfordring for framtidig forskning, og enkelte av prosjektene som omtales i denne rapporten har sett i denne retningen.

### Konsekvenser av endringer i biologisk mangfold

Hvilken betydning har biologisk mangfold for økosystemenes funksjoner? Dette har vært et viktig forskningstema de siste 10 årene, med et stort antall eksperimentelle og observasjonsmessige studier, spesielt i Nord-Amerika og Europa. Etter en periode hvor det var sterke uenigheter i litteraturen, er man nå enige om følgende:

- Flere arter gir høyere økosystemstabilitet/-motstand enn det enklere samfunn gjør.

- Artenes funksjonsmessige trekk påvirker økosystemfunksjonene.
- Introduerte eller utdøende arter kan resultere i store og noe ganger, irreversible økosystemendringer.
- Effekter av endringer i arts sammensetning er avhengige av økosystemprosesser og økosystemtyper.
- Utdøing av enkeltarter kan ha liten effekt på økosystemfunksjonene hvis det er flere arter som har den samme funksjonsmessige rollen i økosystemet, om sjeldne arter har liten betydning for økosystemprosessene eller om ikkelevende faktorer er viktigst for økosystemprosessene.
- Kombinasjoner av arter med forskjellige funksjonsmessige trekk, spesielt med hensyn til bruk av ressurser, gir gjennomsnittlig høyere produktivitet.
- Effekten av introduerte arter avhenger av artssammensetningen og artsrikdommen.
- Artsrike samfunn tåler bedre innførte arter enn artsfattige samfunn. Andre faktorer som forstyrrelser, er imidlertid ofte avgjørende for om innførte arter trives i den nye området, eller ikke.
- Økosystemer med arter som har ulike reaksjoner på miljøforstyrrelser, er mer stabile enn samfunn uten slike forskjellige-reagerende arter. Bevarer man et funksjonsmessig mangfold, opprettholder man således flere forvaltningsmuligheter.

I mange av de eksperimentelle studiene som ligger til grunn for disse konklusjonene, har man variert artsrikdommen uavhengig av artssammensetningen. Det vil si at man har brukt tilfeldige utvalg av arter uavhengig av artenes trekk. Dette har både ulemper og fordeler. En fordel er at man kan atskille effekten av de to faktorene. Dette hadde vært vanskelig med observasjonsmessige studier der artsrikdom og -sammensetning varierte samtidig. En ulempe er at resultatene ofte ikke kan brukes direkte i forvaltningen fordi de utdøende artene ikke er et tilfeldig utvalg av samfunnets artssammen-

setning. Et eksempel er plantesamfunn og mulig effekt av langtransportert nitrogen: artsrikdommen synker med økende produktivitet. Årsaken er at mange sjeldne, lite produktive arter ikke tåler høye nitrogenkonsentrasjoner. Konsentrasjonen av fosfor, som også er viktig plantenæringsstoff, kan på tilsvarende måte være avgjørende for utdøingen av planter. På lokal skala er det ikke slik at innføring av nye arter nødvendigvis reduserer artsmangfoldet, og konsekvensene av innførte arter på økosystemer og hva forvaltning bør gjøre med disse, diskuteres fortsatt. Det er derfor behov for å knytte studier av reelle endringer i økosystemstruktur sammen med eksperimentelle/observasjonsmessige resultater om sammenhengen mellom biologisk mangfold, økosystemprosesser og -avkastning.

### Økosystemforvaltning

I instituttprogrammet har vi ønsket å bedre det vitenskapelige grunnlaget for tilpasset (adaptiv) økosystemforvaltning med tanke på norske forhold. Et spesielt viktig tema i NINAs strategiske program var forståelse av endringer i økosystemstruktur som følge av bruk og høsting. Dette representerer et viktig behov hos våre myndigheter. Som et bedret forvaltningsgrunnlag kunne man også ønsket å regne ut verdien av økosystemavkastninger i forhold til kostnader knyttet til områdevern. Et ofte brukt eksempel er New Yorks rensning av ferskvann, der vern av Catskill Watershed ble foreslått som et mye billigere alternativ enn bygning av rensesanlegg, selv om den faglige vurderingen var dårlig begrunnet.

Spesielt i Nord-Amerika, men også ellers, har økosystemforvaltning fått en dominerende plass i naturforvaltningen. Begrepet økosystemforvaltning brukes ofte upresist, men det karakteriseres av: (1) En vektlegging av bevaring av prosesser og økosystemenes integritet i stedet for bevaring av individuelle arter eller grupper av organismer på høyere systematiske nivåer. (2) Økt betydning av overvåking og tilpasset

forvaltning som tar hensyn til betydningen av alle økologiske prosesser og nivåer for forvaltningen og samfunnet forøvrig. (3) En avklaring av hvilke verdier og tjenester som er viktige for det menneskelige samfunnet, og en bedre forståelse av naturlig variasjon og ustabilitet i naturlige systemer. Man har således beveget seg fra studier av enkeltarter til samvirket mellom de ulike artene.

Internasjonalt er det utviklet en rekke definisjoner og begreper som karakteriserer økosystemer og deres reaksjon på ytre påvirkning (**Faktaboks 1.1**). For forvaltningen er det viktig at disse begrepene gis et faglig etterprøvbart og meningsfylt innhold. Gjennom programmet har vi vurdert begrepene med hensyn på deres egnethet for norske forhold for å øke vår forståelse av hva forvaltning av økosystemer vil si for oss.

### Økosystemovervåking

I motsetning til overvåking av enkeltarter som elg og laks der overvåkingen er sammenflettet i forskning og forvaltning, har dagens overvåking av biologisk mangfold vært lite integrert i forskning og forvaltning. Det er nødvendig at overvåking blir en del av forvaltningen, og det trengs mer forskning enn det som ofte blir foreslått. Formålet med overvåking er blant annet å: (1) kunne påvise endringer i økosystemstruktur og funksjon over tid, (2) gi et faglig grunnlag for å kunne fatte forvaltningsmessige tiltak for å ta vare på økosystemavkastninger, (3) gi grunnlag for å evaluere og gi informasjon om effekten av høsting, økosystem- og artsbevarende tiltak, og (4) sikre datatilgang slik at informasjon om utvikling i det økosystemstruktur og funksjon blir tilgjengelig for en rekke brukergrupper både nasjonalt og internasjonalt. Forvaltningens behov for forskning knyttet til overvåking omfatter forskning som grunnlag for valg av overvåkningsmetodikk (inkludert indikatorer), design av overvåking, tolking av lange dataserier og årsak-virkningsstudier.

Det er et stort behov for forskning som har til hensikt å utvikle overvåknings- og forvaltningsmetoder som kan brukes i praksis, spesielt i norske økosystemer. En viktig utvikling de siste årene er såkalt tilpasset (adaptiv) forvaltning. Hovedmålene i denne forvaltningen er å: (1) utvikle hypoteser om hvordan forvaltning påvirker økologiske systemer, (2) integrere overvåkningsmetoder som evaluerer både forvaltningskonsekvensene og -forutsetningene for de forskjellige hypotesene, (3) sammenholde eksperimenter og observasjonsmessige studier for å kunne redusere usikkerheten om hvilke hypoteser som er mest sannsynlige, og (4) utvikle et tett samarbeid mellom forvaltnings- og forskningsinstitusjoner hvor statistiske og dynamiske modeller spiller en stor rolle for å integrere kunnskapene. Ved adaptiv forvaltning av høstbare bestander vil man gjennom overvåkingen ha løpende tilbakemelding om ressursituasjonen, og på en fleksibel måte endre beskatningstrykket i takt med variasjon i ressursituasjonen. Ved dette vil man kunne unngå å overbeskatte bestander fordi man kan redusere beskatningen straks man ser tegn på overutnyttelse, samt at man kan utvikle bedre beskatningsmodeller og -regimer. Selv om adaptiv forvaltning har blitt populær i teorien, er det få eksempler som viser at den virker i praksis. Spesielt viktig er det å definere kvantifiserbare mål for forvaltningen, og framover er det viktig å videreutvikle og teste denne typen forvaltning på økosystemnivå i Norge.

Det er nærmest umulig (og som oftest unødvendig) å studere alle komponentene av et økosystem (dvs alle gener, arter og samfunn, sammen med variabler som beskriver økosystemprosesser som energi- og mineralstrøm). Vi kan imidlertid gjøre avgrensninger som øker våre muligheter til å lykkes. Dette kan være studier av utvalgte arter (for eksempel indikatorarter (arter hvis status gir informasjon om andre arters eller systemets status), nøkkelarter (arters hvis betydning for systemet er

større enn deres antallsmessige representasjon skulle tilsi) eller paraplyarter (arter som, hvis de gis tilstrekkelig områdevern, også vil skaffe beskyttelse for andre arter)), men vi trenger bedre kunnskap til å velge mellom disse forskjellige artene og funksjonene deres. Finnes det eksempler på nøkkelarter i de norske økosystemene? Hvordan kan vi finne ut om en art er en nøkkelart? Er det mulig å bruke indikatorarter for å studere økosystemprosesser i vår natur? I denne sammenhengen er det spesielt viktig å vurdere om prosesser på individnivå (demografi, atferd) kan brukes som indikatorer på økosystemfunksjoner fordi slike er relativt enkle å bestemme.

Overvåkningsmetodikken bør utvikles med hensyn på de forskjellige skalaene av økosystemdynamikk og -forvaltning. For eksempel har skogbruk og de naturlige forstyrrelsesfaktorene i et skogsøkosystem, forskjellige intensitet, hyppighet og varighet i rom og tid. Skogbrann var den viktigste, naturlige forstyrrelsesfaktoren i barskogen helt fram til det forrige århundret, med en intensitet og hyppighet som var avhengig av lokal topografi og skogstype (f. eks. tørr furuskog med 30-50 års skogbrannhyppighet mot mer enn 160 års hyppighet i de fuktige, gran-dominerte skogene). Storm- og snøfelling påvirker skogsøkosystemene i mindre skala enn brann. I liten skala kan beiting påvirke overlevelse og vekst av individuelle trær. Selv om arealet som er påvirket av skogbruk, kan være det samme som det som var påvirket av brann, har hogst en langt høyere hyppighet enn brann. I tillegg er romlig heterogenitet som følge av brann og hogst forskjellig. Et mål for forvaltningen kan være å imitere naturlige forstyrrelser i forhold til disse aspektene.

Vi trenger å bruke, evaluere og utvikle metoder og modeller som kan kvantifisere endringer i noen utvalgte enkeltarter, inkludert jaktbare arter. Metodene bør integreres. For eksempel kan en kombinasjon av populasjonsgenetikk, fangst-gjenfangst og modellering brukes

til å forstå hvilke demografiske prosesser som er mest påvirket av økosystemendringer. Det er også stort behov for å utvikle metoder som indikerer endringer i samfunn og økosystemprosesser (f. eks. høsting, konkurranse og predasjon). De fleste av indikatorartene eller -gruppene er brukt uten at sammenhengen mellom prosessene og disse indikatorene har vært testet, eller uten at sammenhengen mellom gruppene er kjent. Et hovedmål for denne type forskning som bør ligge til grunn for overvåkning, er å evaluere hypoteser bak metodene, og å finne ut hvilke kombinasjoner av arter og grupper som sikrer de enkelte økosystemprosessene.

Overvåkning og forskning bør integreres slik at data fra overvåkingen kan brukes til å evaluere ulike hypoteser på endrings-scenarier i biosamfunn og økosystemer, og inkludere risikoanalyser for uønskete effekter. Dette gjøres gjennom utvikling av modeller (som helst inkluderer økologiske mekanismer, tilfeldig variasjon i miljøet og usikkerhet i parameterestimering). Denne type modeller har utviklet seg raskt de siste årene for bestandsforvaltning. En del teoretiske økosystemstudier sammen med statistiske metoder og innsamlingsmetoder, kan brukes til å analysere turnover-rater i samfunn. I denne sammenheng bør forskningen evaluere eksisterende overvåkingsdata. Gjennomføringen av dette strategiske instituttprogrammet har vært en innføring i en slik økosystemtankegang ved NINA.

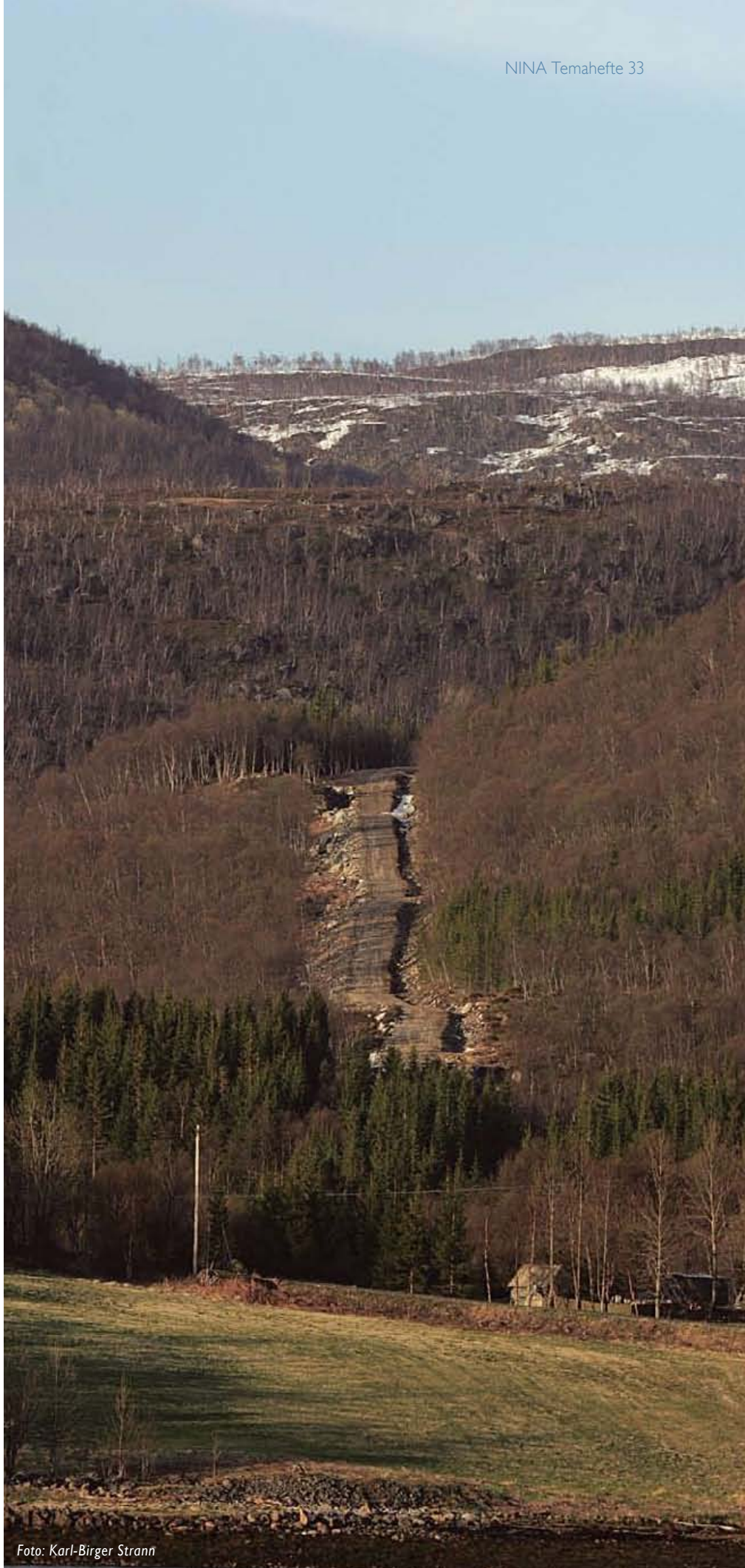


Foto: Karl-Birger Strann



Foto: Karl-Birger Strann



## 2. Landskapsendringer og treslagsskifte i nord-norske kystbjørkeskoger

Nigel G. Yoccoz, Vera H. Hausner og Karl-Birger Strann

*Globalt har kystbjørkeskogene begrenset utbredelse, og sammen med andre land i Nordvest-Europa, har Norge et spesielt ansvar for forvaltning av disse skogøkosystemene. En av de største endringene i kystbjørkeskogene de siste tiårene er treslagsskifte fra bjørk til gran. Vi har studert strukturelle endringer som følge av granplanting, og nøkkelrelasjoner mellom noen utvalgte dyregrupper. Resultatene gir en pekepinn om hva som bør vektlegges i et overvåkningsprogram av økosystemer som følge av arealbruksendringer.*



Foto: Karl-Birger Strann

### Det foregår et treslagsskifte i kystbjørkeskogene

Det er behov for økt kunnskap om hvordan treslagsskifte påvirker struktur og dynamikk i kystbjørkeskogene. Særlig gjelder dette på landskapsnivå, et nivå som er en viktig forvaltningsenhet i kommunene. Tidligere undersøkelser i boreale skogøkosystemer har vist at habitatødeleggelse og fragmentering fører til nedgang i artsgrupper med spesielle krav til habitatkvalitet og størrelse, samt grupper som har liten evne til å spre seg til andre områder. Økosystemendringene kan innebære en gradvis nedgang i artsrikdom, tetthet og biomasse av enkelte artsgrupper (Figur 2.1A), men brå endringer (terskel-effekter) kan også forekomme som følge av kantsoneeffekter og ernæringsmessige (trofiske) interaksjoner (Figur 2.1D). Slike endringer, samt muligheten for å registrere disse, er avhengige av økosystemet's naturlige dynamikk og struktur. I denne sammenheng er de nord-

norske kystbjørkeskogene spesielt interessante på grunn av:

- store regionale forskjeller i utforming og artssammensetning (i.e. gradienter fra sør til nord og fra kyst til innland)
- store svingninger i nøkkelgrupper fra årtil år (f.eks. smågnagere og bjørkemålere)
- en høy grad av naturlig habitatoppdeling som følge av fjorder, fjell, myr og vassdrag
- finskalamosaikk av ulike skogstyper (f.eks. mellom urte – og lyngpregede lauvskoger).

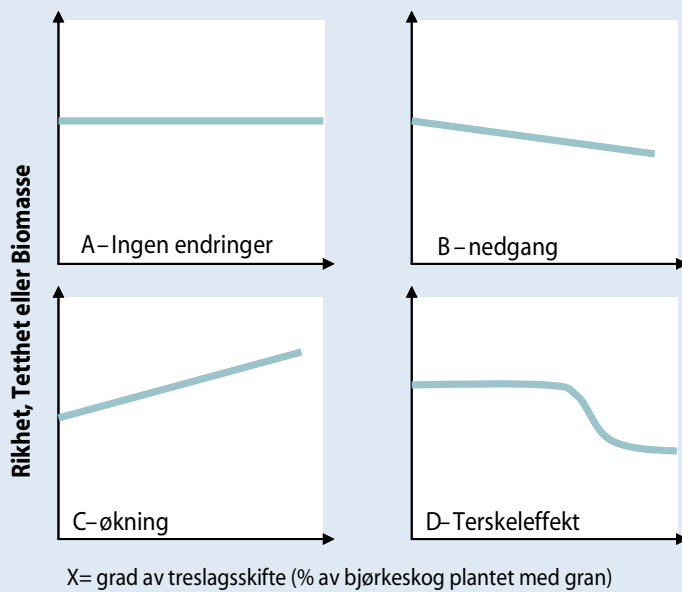
### Treslagsskiftet deler opp leveområdet

Treslagsskifte fra bjørk til gran gir en annen oppdeling enn det flatehogst gjør. Gjennom introduksjon av en ny art har man fått et helt nytt økosystem. Effektene av granplanting avhenger av de ulike organismenes evne til å ta i bruk det nye habitatet (dvs deres toleranseevne), samt evnen til

å forflytte seg til andre områder (mobilitet). Eksempelvis vil flere av fugleartene kunne nyttiggjøre seg granplantasjer til både reirplass, ly og næringssøk, mens en del snegler, som er avhengig av næringsrik og fuktig substrat, er mindre tolerante for treslagsskiftet. Granplantingen har foregått slik at det har blitt en flekkvise fordeling av skogstyper. For fugler og pattedyr, som er meget mobile og har store leveområder, kan man si at den flekkvise fordelingen av skogstyper alltid har representert en naturlig oppdeling i kystbjørkeskogene. På bestandsnivå kan derimot treslagsskiftet stykke opp leveområdene og danne spredningsbarrierer for lite mobile arter som snegl og meitemark.

### Hvilke effekter har oppdelingen av leveområdene?

De aller fleste eldre plantefeltene (< 50 år) er som små frimerker i landskapet på mindre enn 4 ha, med tilsvarende kantsoneeffekter. Fremdeles er de fleste plantefeltene



**Figur 2.1.** Eksempler på mulige endringer i artsrikdom, tetthet og biomasse (responsvariabler) som følge av treslagsskifte på landskapsnivå. (A) Responsvariablene endres ikke som følge av treslagsskifte. (B) Treslagsskifte medfører nedgang i responsvariablene. (C) Treslagsskifte gir oppgang i responsvariablene. (D) Treslagsskifte fører til plutselige endringer som følge av f.eks. fragmenteringseffekter og ernæringsmessige kjedereaksjoner (trofiske kaskader dvs. at nedgang i en artsgruppe har stor betydning for en annen, sterkt assosiert artsgruppe)

unge med betydelig innblanding av lauvskog. Det er derfor en utfordring å forutsi hva som vil skje når granplantasjene blir større, eldre og mer sammenhengende. Effekten av treslagsskiftet avhenger av hvilke skogstyper som beplantes og fordelingen av disse i landskapet. Rike lauvskoger har en begrenset utbredelse, gjerne i dalbunnen, og er derfor mer utsatt for ulike typer arealbruk, deriblant et treslagsskifte. Sist men ikke minst, undersøkelser av effekter av treslagsskifte må ta hensyn til funksjonsmessige forhold mellom ulike artsgrupper. På landskapskala kan for eksempel en reduksjon av mindre tolerante og mobile arter som meitemark og snegler, på sikt ha konsekvenser for fugler og pattedyr, selv om effektene på bestandsnivå ikke er synlige i dag. Eventuelle endringer i dynamikken hos nøkkelgrupper som smågnagere, vil også kunne ha betydning for andre arter i næringsnettet. For å kunne reproducere en rekke arter, spesielt små rovdyr som snømus og perleugle, avhengige av høye byttedyrtettheter (markmus, gråsidemus)

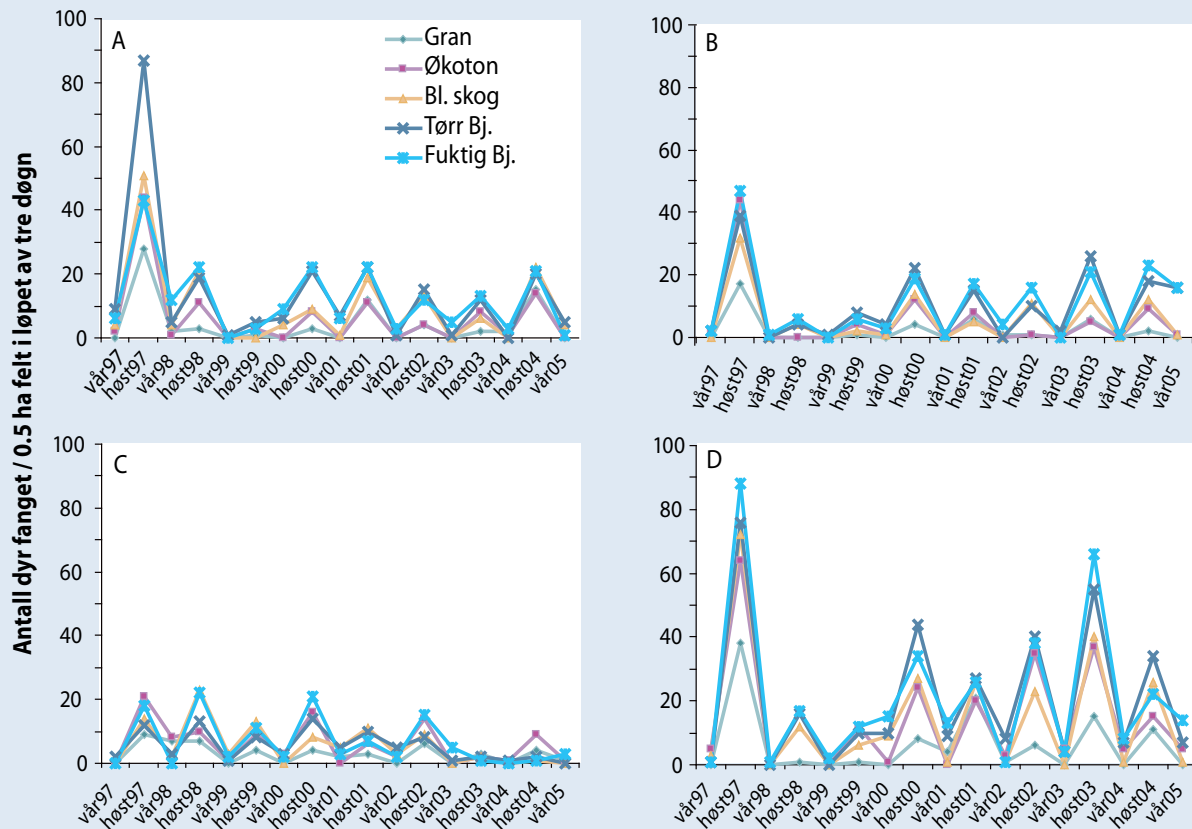
om våren. Reduseres vårtetthetene, kan små rovdyr bli negativt påvirket. Videre kan andre rovdyr måtte endre valg av byttedyr, og arter som skogsfugl derved bli negativt påvirket.

### Hva vi gjorde?

Vi valgte ut et spekter av artsgrupper som på ulik skala reflekterer endringer i økosystemprosessen. Studiene av sammenhengen mellom fugl, snegl, meitemark og vegetasjon identifiserer eventuelle fragmenterings- og terskeeffekter i landskapet ved bruk av felter på 1 km<sup>2</sup> størrelse. Vi tok utgangspunkt i "Levende Skog" sine terskler for treslagsskifte i landskapet: <10%, 10-20%, 20-30% og >40%. På grunn av de store geografiske forskjellene inkluderer studiet også fire regioner spredt fra Fauske i sør, til Evenes i Sør-Troms, Bardu i indre Troms og Lyngen i nord-Troms. Skogstypene 'fattige lauvskoger', 'rike lauvskoger' og 'granplantasjer' ble identifisert i de 1 km<sup>2</sup> store feltene, og tilfeldig utvalgt ved hjelp av satellittbildeanalyser:

(1) Granplantasjene har lite lauvinnblanding for å reflektere fremtidige landskapseffekter. (2) Rike lauvskoger har dominans av urter og/eller store bregner i feltsjiktet. (3) Fattige lauvskoger har dominans av lyng og/eller småbregner i feltsjiktet. Vegetasjonskart basert på satellittbilder har ofte en del feilklassifiseringer, og vi plukket derfor ut ekstrapunkter som skulle velges i henhold til nummerert rekkefølge, dersom et punkt ikke passet med skogstypen på vegetasjonskartet.

Studier av smågnagere og mellomstore predatorer (snømus, røyskatt, mår) ble utviklet for å studere dynamikken mellom disse organismegruppene i ulike skogstyper, deriblant tørre og fuktige lauvskoger og granplantasjer av ulike aldre. Disse studiene er en fortsettelse av tidligere undersøkelser, der vi har påvist effekter av treslagsskifte på tettheter av smågnagere og spissmus, og deres parasitter. Dette gir en relativt lang tidsserie på smågnagerdynamikk (1997-2005).



**Figur 2.2.** Dynamikk hos småpattedyr (Rød mus: **A, C** og Vanlig spissmus: **B, D**) i forskjellige skogstyper (fuktig bjørkeskog, tørr bjørkeskog, blandingsskog (unge granplantasjer med lauvskjerm), økoton (kantsone mellom granplantasje og bjørkeskog), og granplantasjer) i 2 landskapsområder i Skånland (**A, B**) og 3 landskapsområder i Evenes (**C, D**) kommune. Pattedyrenes dynamikk var preget av en stor topp i 1997, med påfølgende krasj i bestandene i 1998-99. Neste topp i 2000-2001 var svak. Tetthetene var lavere i granplantasjene enn i bjørkeskogene, mens den største forskjellen var mellom de to landskapene (Skånland, med høye tettheter av rød mus og relativt lave tettheter av spissmus; Evenes, det motsatte). Skalaen er den samme for alle figurene.

### Småpattedyr har lavere tettheter i granplantasjer, men landskapsvariabler som ikke er tilknyttet til treslagsskiftet har størst betydning for småpattedyrdynamikk og småvilt

(Nigel G. Yoccoz, Rolf A. Ims, Vera H. Hausner, Åshild Ønvik Pedersen, og Gørill Einarsen.)

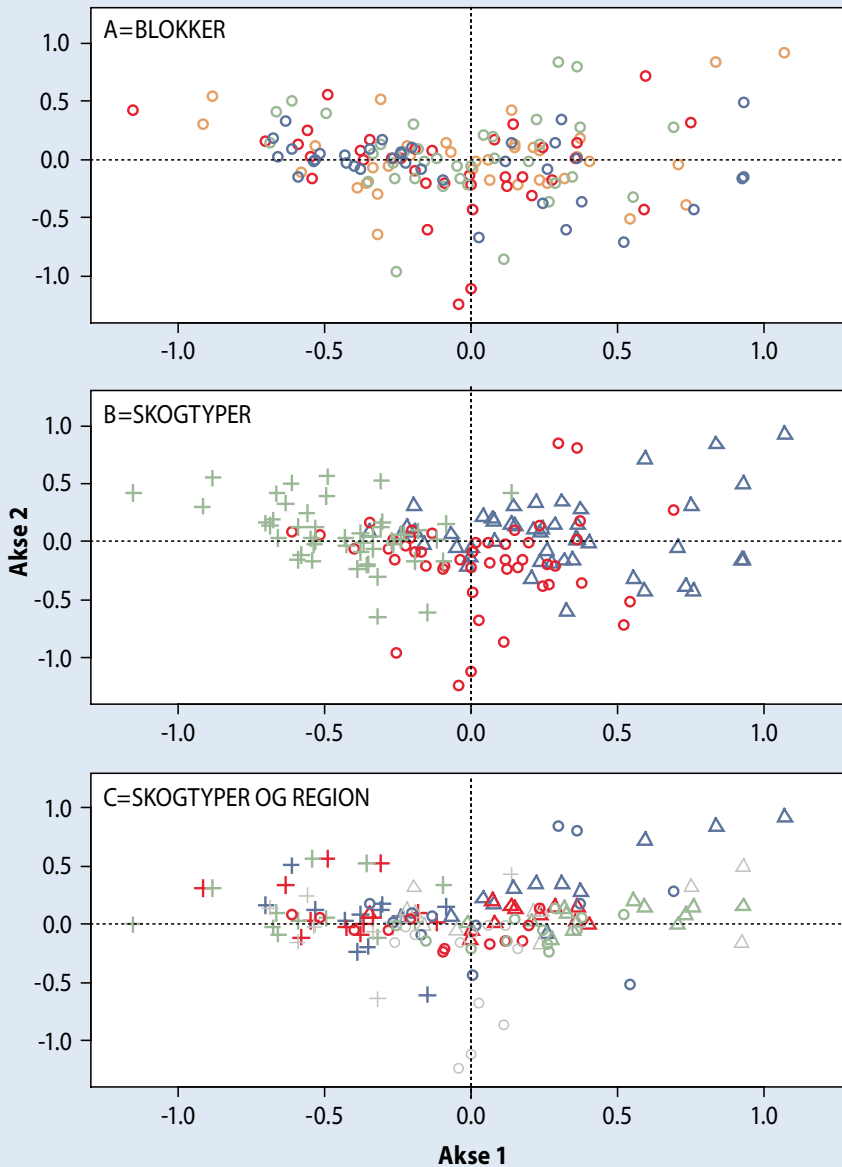
Typisk for kystnære områder i Nord-Norge viste småpattedyrene ingen regelmessige svingninger (**Figur 2.2**). Toppen i 1997 var veldig omfattende, mens de senere år har vært preget av lave tettheter, spesielt om våren. Småpattedyrtettheten i granplantasjene er lavere, spesielt for vanlig spissmus, men den største forskjellen er ikke mellom skogstypene, men mellom de to landskapene som ble studert, beliggende henholdsvis i Skånland kommune og i

Evenes kommune. Det første området var dominert av rød mus, det andre hadde høye tettheter av markmus i 1997, mens tettheten av rød mus der var stabilt lav alle årene. Undersøkelser av småvilt gjennom sporing på snøen viste stor variasjon på landskapsnivå, men ingen sammenheng med treslagsskiftet. Det samme ble funnet for grad av predasjon på kunstige fuglereir:

### Treslagsskiftet har effekter på fuglesamfunn, men entydige landskapseffekter ble ikke identifisert i dette studiet

(Vera H. Hausner, Nigel G. Yoccoz og Karl-Birger Strann)

Artsrikdommen er størst i rike lauvskoger etterfulgt av granplantasjer, med fattige lauvskoger som de fattigste. Det er imidlertid en svak tendens til at artsrikdommen i granplantasjene og fattigskogen øker med økende innslag av gran (tilsvarende **Figur 2.1C**), mens artsantallet i rike lauvskoger holder seg på samme nivå (**Figur 2.1A**). Årsaken kan være at flere gran-



**Figur 2.3.** Multivariat analyse av sammenhengen mellom sneglesamfunn og fuglesamfunn. **(A)** Landskapsblokkene sprer seg jevnt utover langs akse 1 og 2, hvilket betyr at andel treslagsskifte har liten betydning for fugl- og sneglesamfunnet. Fargene indikerer grad av treslagsskifte. Oransje=10%, Rød=20%, Grønn=30% og Blå =40%. **(B)** Rike lauvskoger (blå trekkanter) skiller seg klart ut fra granplantasjene (grønne kryss) langs akse 1. I fattige lauvskoger (røde sirkler) har fugl- og sneglesamfunnene karaktertrekk tilsvarende de man finner hos disse gruppene både granplantasjer og rike lauvskoger (akse 1). **(C)** Det er spesielt rike skoger i Lyngen (grå trekkanter), Fauske (blå trekkanter) og Bardu (grønne trekkanter) som påvirker fugl- og sneglesamfunnene, mens det er mindre forskjell mellom granplantasjene og de rike lauvskogene i Evenes (røde trekkanter). Noen fattige lauvskoger i Lyngen (grå sirkler) har en litt annen karakter enn de andre regionene.

boende arter kommer til med økende andel gran i landskapet. Arter som fuglekonge, grankorsnebb og grønnsisik er for eksempel vanligere i granplantasjene. Det er imidlertid langt flere arter som er unike for de rike lauvskogene enn for både granplantasjene og de fattige lauvskogene (Tabell 2.1). Totalt fugleantall ser også ut til å være høyere i de rike lauvskogene, mens det ikke ser ut til å være noe stort skille mellom fattige lauvskoger (som hadde lavest artsrikhet) og granplantasjer.

En multivariat analyse (CCA) av sammenheng mellom fuglesamfunn og hovedvari-

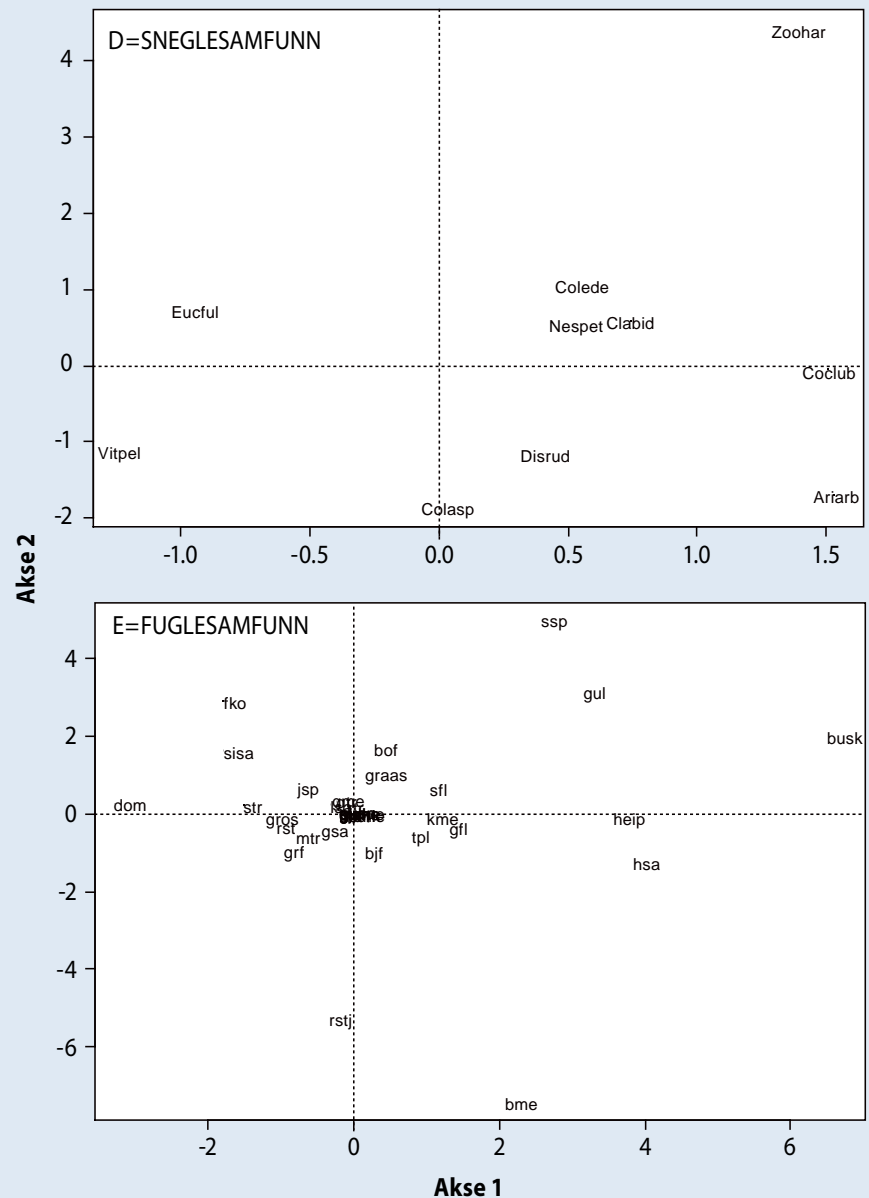
ablene skogstype, region og andel gran i landskap, viser at det er skogstype og region som har størst betydning for fuglesamfunnet. Grad av treslagsskifte har liten betydning for fuglesamfunnsstrukturen, og det er derfor lite sannsynlig at treslagsskiftet har en terskeffekt utover det som følger av tapt habitat. Det er en klar sør-nord gradient i fuglesamfunnet. Det er flere arter lengre sør enn i nord. I tillegg har Fauske en del sørlige arter som skiller de fra de andre regionene - blant annet buskskvett og gulspurv - mens blåmeis og nøtteskrike var karakterarter i innlandet (Bardu).

### Treslagsskiftet har lokale effekter på sneglesamfunnene, og andel gran i landskapet kan føre til nedgang i sneglebiomasse

(Vera H. Hausner)

Som for fuglene identifiserte partiell CCA-analyse av sneglesamfunn, skogstype og region som de viktigste faktorene som strukturerer sneglesamfunnene. De rike lauvskogene hadde jevnt over større forekomst av snegler enn fattige lauvskoger og granplantasjer (Tabell 2.2), og forskjellen mellom disse skogstypene utgjør også

**Fortsettelse, Figur 2.3. (D)** Blant snegleartene er det spesielt *Arianta arbustorum* og *Cochlicopa lubrica* som er vanlige i rike lauvskoger. *Zoogenetes harpa* er relativt sjelden, og bidrar i liten grad til å skille de ulike skogstypene. Selv om *Euconulus fulvus* og *Vitrina pellucida* har størst forekomst i rike lauvskoger totalt (**Tabell 2.1 og 2.2**), ser det ut som at de også kan ha rike forekomster i noen granplantasjer. Det er flere fuglearter som er koblet til sneglesamfunnene i rike lauvskoger, mens kun dompap synes å samsvare med de to sistnevnte snegleartene.



den viktigste gradienten i sneglesamfunnet. Arter som *Cochlicopa lubrica*, *Clausilia bidentata* og *Nesovitrea petronella* bidrar til å skille ut de rike lauvskogene fra andre skogstyper. De fleste sneglearter er mindre vanlige i skoger med surt jordsmonn og lite fuktighet. Det er derfor ikke overraskende at de rike lauvskogene skiller seg ut i forhold til både granplantasjer og fattige, lyngdominerte skoger.

Det er en svak nedgang i sneglebiomasse i lauvskogene som følge av økende andel gran i landskapet. På landskapsnivå viser imidlertid partiell CCA-analysen at det er lite som tyder på at andel granplanting har effekt på sneglesamfunnet utover virkningen av habitattapet. Dette betyr at økende innslag av gran påvirker sneglebiomassen på landskapsnivå, men vi har ikke kunnet identifisere en eventuell terskeffekt i dette studiet (se **Figur 2.ID**).

I likhet med det som ble vist i studiet av fuglene, var det regionale forskjeller hos sneglesamfunnet i lauvskogene. Evenes skiller seg spesielt ut fra de andre regionene på grunn av sin kalkholding berggrunn. Regionen har rik forekomst av arten *Nesovitrea petronella*, og arten *Clausilia bidentata* ble bare funnet i de rike lauvskogene i Evenes.

### Det er mest meitemark i rike lauvskoger, mens granplantasjer og fattige lauvskoger har omtrent like mye

Biomassen av meitemark er størst i de rike lauvskogene, mens forskjellen mellom fattige skoger og granplantasjer ikke var entydige (Tabell 2.3). Regresjonsanalyser identifiserte rikskogene i Lyngen som det eneste området med avvikende biomassefordelingen av meitemark, noe som kan skyldes stort innslag av or. Meitemarkene var klumpete fordelt og kun registrert i 8 av de 16 undersøkte feltene.

### I de rike lauvskogene er det samsvar mellom snegle- og fuglearter, mens tilsvarende ikke gjelder for granplantasjene og de fattige lauvskogene

(Vera H. Hausner, Nigel G. Yoccoz)

Et av formålene med økosystemstudier er å identifisere endringer i økosystemprosesser og -struktur på ulike skala, som har betydning for flere enn en artsgruppe. Ofte fokuserer man på sammenhengen mellom artsrikdom og nærvær av sjeldne arter. Man kan alternativt fokusere på vanlige artene som representerer en stor andel av artsgruppens biomasse, og som dermed kan ha stor betydning for endringer i økosystem-prosessene. Vi ønsket å undersøke om noen av fugleartene er relatert til sneglesamfunnet. Studier av forurensing lengre sør i Europa har vist at nedgang i skallsnegler har betydning for fuglearter som benytter skallene som en kalsiumkilde for eggproduksjonen i hekkesesongen. Vi har sett på sammenhengen mellom artsgrupper, som viser at de rike lauvskogene har spesielt mye av snegleartene *Arianta arbustorum* og *Cochlicopa lubrica*, som igjen er assosiert med forekomsten til flere av fugleartene som er mest vanlige i de rike lauvskogene (Figur 2.3 A, B, C, D og E; se også Tabell 2.2). Vi fant ikke tilsvarende samsvar mellom fugler, sneglesamfunn og granplantasjer/fattige lauvskoger. Andel treslagsskifte ser ikke ut til å ha betydning

**Tabell 2.1.** Summen av antall fugler av hver art pr. skogstype som ble registrert 2002-2004.

Kode	Art	Fattig	Rik	Gran
BJF	BJØRKEFINK	209	207	130
BOF	BOKFINK	18	33	22
DOM	DOMPAP	22	14	41
FKO	FUGLEKONGE	1	4	50
GFL	GRÅFLUESNAPPER	26	46	8
GME	GRANMEIS	39	32	19
Graas	GRÅSISIK	40	49	31
GRF	GRØNNFINK	5	20	36
GSA	GRANSANGER	17	49	60
GTR	GRÅTROST	86	147	95
HSA	HAGESANGER	6	46	5
JSP	JERNSPURV	32	38	56
KME	KJØTTMEIS	19	32	9
LSA	LØVSANGER	220	230	121
MTR	MÅLTROST	33	29	79
RST	RØDSTRUPE	38	18	92
RTR	RØD Vingetrost	93	119	97
SFL	SVARTHVITFLUESNAPPER	27	39	6
SSP	SIVSPURV	10	18	0
TPL	TREPIPLERKE	62	39	13
BME	BLÅMEIS	1	4	0
BUSK	BUSKSKVETT	0	3	0
GKNE	GRANKORSNEBB	1	0	3
GJOK	GJØK	2	0	3
GJSME	GJERDESMETT	1	6	4
GROS	GRØNN SISI	37	44	62
GUL	GULSANGER	0	7	1
GUSP	GULSPURV	1	8	0
HEIP	HEIPIPLERKE	2	2	0
LIN	LINERLE	0	2	0
MUNK	MUNK	0	3	0
NOT	NØTTESKRIKE	2	3	1
RSTJ	RØDSTJERT	20	4	1
SIDSV	SIDENSVANS	3	1	4
SIVS	SIVSANGER	0	2	0
STR	SVARTTROST	4	7	15
SVME	SVARTMEIS	1	0	3
STJME	STRJERTMEIS	1	1	0
TKR	TREKRYPER	0	1	0
KRAKE	KRÅKE	3	4	5

**Tabell 2.2.** Antall snegl av hver art pr skogstype som ble registrert i 2002

Kode	Art	Fattig	Rik	Gran
Vitpel	Vitrina pellucida	50	29	30
Eucful	Euconulus fulvus	87	45	55
Disrud	Discus ruderratus	37	21	5
Coclub	Cochlicopa lubrica	73	6	0
Nespet	Nesovitrea petronella	139	20	9
Colasp	Columella aspera	3	2	2
Clabid	Clausilia bidentata	2	0	0
Colede	Columella edentula	12	1	1
Ariarb	Arianta arbustorum	30	7	0
Zoohar	Zoogenetes harpa	3	5	0
<b>Sum</b>		<b>436</b>	<b>136</b>	<b>102</b>

**Tabell 2.3.** Gjennomsnittsbiomasse (med standardfeil (se)) av meitemark pr 0.25m<sup>2</sup> fordelt på skogstype og region.

	Lyngen	Bardu	Evenes	Fauske
Rik	3,32 se 0,12	1,98 se 0,18	2,19 se 0,15	1,11 se 0,14
Fattig	0,23 se 0,21	1,22 se 0,17	1,15 se 0,26	0,53 se 0,19
Gran	0,80 se 0,27	1,12 se 0,16	1,14 se 0,17	0,91 se 0,19

for koblingen mellom snegler og fuglearter som er tilknyttet de rike lauvskogene.

### Oppsummering

På landskapsnivå avhenger betydningen av treslagsskifte hvilken skogstype som beplantes. De rike lauvskogene skiller seg klart ut fra både de fattige lauvskogene og granplantasjene med høyere antall fugl- og sneglearter, samt med større forekomst av fugler, snegler og meitemark. Fattige lauvskoger derimot har lavere artsrikdom, og skiller seg ikke nevneverdig ut fra granplantasjene når det gjelder forekomsten av fugler, snegler og meitemark. De rike lauvskogene har i tillegg mer begrenset utbredelse, og de er mer utsatt for arealbruksendringer.

Det er forskjell på fugler og snegler når det gjelder respons på andel treslagsskifte på landskapsnivå. Antall fuglearter øker i granplantasjer og fattige lauvskoger med økende grad av treslagsskifte (Figur 2.1C),

mens artsantallet er stabilt i de rike lauvskogene (Figur 2.1A). For fuglene påviste vi ingen terskeeffekter (Figur 2.1D). Sneglene er mindre mobile og tolerante i forhold til granplanting enn fuglene, og økning i treslagsskifte vil antakelig gi en nedgang i biomasse for landskapet som helhet (Figur 2.1B). Fragmenteringen kan derfor muligens gi terskeeffekter for denne gruppen (Figur 2.1D). Om dette på sikt vil ha betydning for fuglearter som spiser sneglehus i hekkesesongen, er uvisst.

Siden vi tok utgangspunkt i andel granplantasjer (med lite lauvinnblanding) på landskapsnivå, vet vi ikke noe om hvor fragmenterte de rike lauvskogene var i de undersøkte feltene. På grunn av den store betydningen de rike lauvskogene har for både fugler, snegler og meitemark, er det nærliggende å anta at andel rike lauvskoger i landskapet har vel så stor betydning som andel treslagsskifte for disse gruppene.

Det økonomiske tilskuddet til granplanting i Norge, er nå fjernet. Som følge av dette er det lite sannsynlig at vi vil få mer en 40% gran i kystbjørkeskogene. I dag er det bare noen få steder at innslaget av gran overstiger 20%. Betydningen av rike lauvskoger for fugler, snegler og meitemark er imidlertid viktig kunnskap å ta med seg videre i arealforvaltningen. En stor utfordring for å bedre vår forståelse av bjørkeskogøkosystemene er nå å forklare årsakene til de store forskjellene man kan se på landskapsnivå (dvs flere titalls km<sup>2</sup>) og som påvirker dynamikk av nøkkelarter som småpattedyr, samt andre assosierte arter som småvilt og rovdyr. Det viser seg at variasjonen er betydelig, og dette har implikasjoner for overvåkning og forvaltning av viltbestandene.



Foto: Per Holm Nygaard



# 3. Økologiske effekter av fremmede treslag i kystområdene

Odd Stabbetorp og Per Holm Nygaard

*Planting av utenlandske bartreslag har bidratt til å endre kystlandskapet. Vi har studert virkninger av en slik målrettet innførsel av miljøfremmede treslag. Mange av de innførte artene har spredt seg mye, og framover er det grunn til å vente fortsatt økt spredning med ringvirkninger i jordbunn, flora og fauna.*

## Introduksjon

Mennesket påvirker naturen gjennom flytting av levende organismer. Globalt regnes introduserte arter som en av de største truslene mot bevaring av biologisk mangfold. Introduserte arter er både organismer som menneskene med vitende og vilje har flyttet til nye voksesteder utenfor deres naturlige utbredelsesareal, og organismer som mer tilfeldig er forflyttet til nye levesteder på grunn av menneskelig aktivitet.

## Enn om vi kledde fjellet?

Tilgangen på trevirke har mange steder vært vanskelig, og skogreisningen langs kysten var i lang tid en stortilt satsing med både ideologiske og økonomiske overtoner (**Faktaboks 3.1**). Siden trærne er basis i ethvert skogøkosystem, må en regne med at treslagskiftet får store konsekvenser for den stedegne floraen og faunaen. På kort sikt vil de økologiske effektene først og fremst være knyttet til det tilplantede området. De fleste av de utenlandske treslagene har imidlertid evne til å foryng

seg i Norge, og risikoen for spredning til tilstøtende områder øker etter hvert som plantefeltene oppnår fertil alder. I et slikt perspektiv er barskogsplantasjene langs kysten et omfattende landskapsøkologisk eksperiment. Et naturlig spørsmål i denne sammenheng er i hvilken grad menneskeintroduserte nøkkelarter påvirker de opprinnelige økosystemene og deres biodiversitet?

## Nye tider – nye perspektiver

I miljødebatten er det stadig større fokus på introduserte arter som en trussel mot naturlig forekommende biologisk mangfold. Antallet innførte og etablerte plantearter utgjør om lag tredjeparten av alle bofaste planteslag i Norge i dag; i tillegg kommer et stort antall tilfeldig forekommende sorter. Enkelte steder i Norge er det satt i gang bekjempelseskampanjer mot arter man anser som en trussel mot den opprinnelige floraen eller faunaen. I andre deler av verden er problemene enda alvorligere enn hos oss. De landene som har undertegnet



Foto: B. H. Øyen

konvensjonen om biologisk mangfold har derfor forpliktet seg til, så langt det er mulig og hensiktsmessig, å hindre innføring av fremmede arter som truer økosystemer, habitater eller arter.

Med et slikt fokus er det naturlig at bartreslagene som er innført til Norge i forbindelse med skogreisningen, blir diskutert. Vi har spesielt satt fokus på hva slags påvirkning trærne har lokalt, og hva man i framtida kan vente av spredning fra de etablerte plantefeltene.

## De tilplantede arealene ligger ikke tilfeldig i terrenget.

Kommunenes skogetater utarbeidet skogreisningsplanene i samarbeid med Det norske skogselskap. Oftest valgte man å plante i de beste bonitetene. Forskjellige naturtyper er derfor utsatt for ulik påvirkning av skogreisninga, med størst virkning på naturtyper som gir gode vilkår for plantevekst. Siden dette er områder med stort biologisk mangfold, vil tapet av mangfold

**Faktaboks 3.1****SKOGREISING I NORGE**

De første spede forsøkene med fremmede treslag i Norge ble anlagt for mer enn 200 år siden. Allerede i 1860-årene ble det utført mindre plantinger på snaumark på Vestlandet. Hensikten var å styrke økonomien for det enkelte gårdsbruk lokalt, og å bygge opp landets skogressurser nasjonalt. Med opprettelsen av det norske Skogselskap i 1898 fikk skogreisningen mer vind i seilene, og ute i distriktene deltok ungdomslag og skoleklasser i plantingene. Mye av den tidlige aktiviteten resulterte i feilslåtte plantinger på grunn av manglende kunnskap, slik som plantingene med tysk og skotsk furu.

Gjennom en lengre periode med prøving og feiling, ble det bygget opp kunnskap om treslag og provenienser. Med opprettelsen av Vestlandets forstlige forsøksstasjon i 1916, som hadde som hovedmål å starte opp storskala skogreisning i kystområdene, ble arbeidet systematisert og mer vitenskapelig fundamentert. Det ble gjennomført en rekke tiltak for å styrke skogreisningen, slik som opprettelsen av lånefond for å kjøpe inn skogreisningsmark i kommunene, 50 % statstilskudd til skogreisning, og arbeidet med "fredskogfelter". Fredskogfelter var områder som var fredet for beiting, og som ofte ble brukt som demonstrasjonsfelter for skogreisning.

På tross av disse tiltakene, var det først etter 1950 at skogreisningen virkelig økte i omfang. En viktig milepæl ble nedsettelsen av Skogkommisjonen av 1951, som konkluderte med at 3,6 millioner dekar skogreisningsareal på Vestlandet og 1 million i Nord-Norge, burde tilplantes. En ytterligere forbedring av tilskuddsordningen ble gjennomført slik at skogreisningen utgjorde en viktig del av inntektsgrunnlaget på det enkelte gårdsbruk. Størstedelen av skogreisningen ble gjennomført ved treslagsskifte fra furu til gran, og bjørk til gran.

I perioden 1960-1972 var skogreisningsaktiviteten på det høyeste med mer enn 100 000 dekar skogreist areal per år. Etter 1990 avtok skogreisningsaktiviteten sterkt, delvis på grunn av reduserte kommunale tilskudd og delvis på grunn av redusert lønnsomhet i skogbruket. Med bortfallet av statstilskuddet til planting fra og med 2003, er skogreisningsaktiviteten i Norge så godt som avsluttet. Totalt er det tilplantet 2 millioner dekar på Vestlandet, 1,3 millioner dekar i Nord-Norge og 0,4 millioner dekar i Trøndelag. Totalt skogreist areal på 3,6 mill daa, utgjør 15 % av det totale produktive skogbruks- og utmarksarealet i skogreisningsområdene.

Norsk gran plantet utenfor sitt egentlige utbredelsesareal, er det treslaget som utgjør det største arealet. De viktigste av de utenlandske treslagene er:

Sitkagran ( <i>Picea sitchensis</i> ) <sup>1</sup>	550 000 daa
Vrifuru ( <i>Pinus contorta</i> )	125 000 daa
Lerk ( <i>Larix spp.</i> )	40 000 daa
Edelgran ( <i>Abies spp.</i> )	30 000 daa
Andre granarter ( <i>Picea spp.</i> )	25 000 daa
Andre arter	30 000 daa

<sup>1</sup>En betydelig del av "sitkagran"-plantingene er lutzgran (*P. glauca x sitchensis*). Disse er vanskelig å skille, og vi vil her benytte sitkagran som en samlebetegnelse på de to typene.

kunne være større enn det mengden tilplantet areal skulle tilsi.

**Den lokale innflytelsen av endring i tresjiktet er stor.**

I Dønna kommune har vi spesielt studert et område på Dønnes gård nord på øya. I en dalgang nær gården med tilknytning til en storfebeitet bjørkeskog (Figur 3.1), er det plantet to bestand av henholdsvis sitkagran (*Picea sitchensis*) og norsk gran (*Picea abies*) ved siden av hverandre. (Figur 3.2). Begge bestandene, som ligger på god skogsjord, ble plantet i 1953. Før plantefeltene ble etablert var det trolig artsrik lågurskog her. Størrelsen er ca. 8 daa for hvert av bestandene, mens bjørkeskogen like ved har et areal på ca. 20 daa.

Sitkabestanden er svært tett med skyggepreget skogbunn med et over 20 cm tykt lag av bartrenåler og kongler. Det er nesten ingen undervegetasjon, bare noen spredte skudd av moser. Av karplanter registrerte vi kun én art (gjerdevikke). Skogbunnen er representativ for sitkaplantinger fordi sitkagran gir mye skygge og plantes svært tett: Hvis lysmengden i underskogen øker, responderer sitkatrærne med å anlegge nye greiner fra nedre del av stammen, hvilket reduserer den framtidige virkeskvaliteten på tømmeret.

Feltet med norsk gran ligger i samme li, sørvest for sitkabestanden. Grana står mindre tett enn sitkatrærne, og den lysere skogbunnen har flere arter selv om vegetasjonsdekningen i felt- og bunnsjikt til sammen bare er 1-2 %. Her finnes spredte selje, rogn og dunbjørk. Strølaget av barnåler er mye tynnere enn i sitkagranplantefeltet, og mosene er vanligere. I alt observerte vi 16 karplantearter, deriblant skyggetålende arter som gjøkesyre, trollbær og skogsnelle.

Den undersøkte bjørkeskogen ligger like ovenfor plantefeltene, på en kulle på den andre siden av en smal beitet eng i dalbunnen. Kullen er omgitt av kulturbeite på alle

**Figur 3.1.** Plantede bestand av norsk gran (nærmest) og sitkagran (i bakgrunnen) ved Dønnes, Dønna kommune. Foto P. H. Nygaard



kanter og har noe preg av gjengroende hagemark. Nordre del av kollen, som har kalkrik berggrunn, er spredt skogkledd av lysåpen bjørkeskog med opptil ca 7 m høye trær, noen ganske store seljer og et artsrikt plantesamfunn. I sterk kontrast til de skyggepregede plantefeltene, er det her en velutviklet skogbunn med rike mosematter og stor variasjon i artssammensetningen i urtesjiktet. Vi registrerte 120 karplantearter, blant annet interessante arter som blåstarr, dunhavre, knegras,

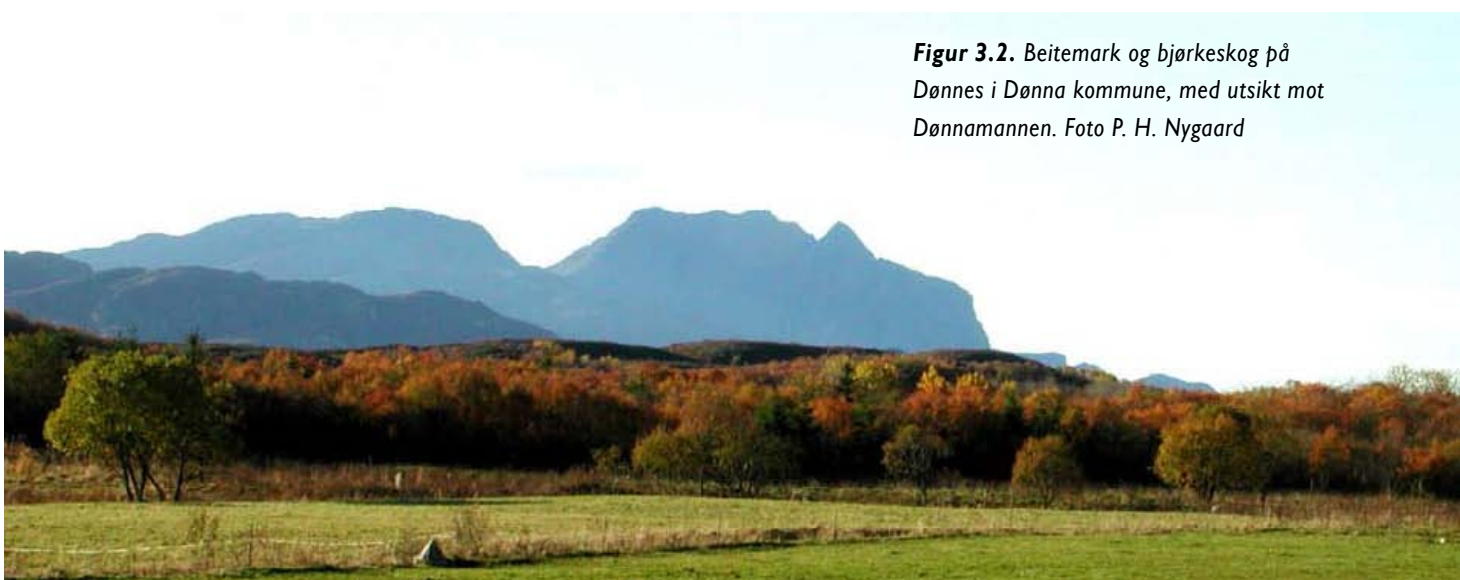
marigras, maria nøkleblom og skogvikke. I artsantallet inngår også småplanter av både gran og sitkagran; særlig den sistnevnte arten hadde rikelig med småplanter. Den søndre delen av kollen er mer vindeksponert. Den har karakter av lynghei med spredte bjørketrær.

Når en tidligere løvskog plantes til med bartrær, gjør lysmangel at få karplanter blir i stand til å etablere seg, og det kraftige strøfallet hindrer mosene i å få fotfeste. Særlig

på gode voksesteder er undervegetasjonen så godt som fraværende fra plantinger med sitkagran.

### Også jordsmonnet endrer seg

Strøfallet fra de fleste arter av bartrær nedbrytes langsomt på grunn av høyt innhold av ligniner og harpiks-stoffer. Når disse stoffene løses i nedbøren, får vi sur jordvæske som hindrer en effektiv biologisk nedbryting av strøfallet. Bjørk gir for eksempel et jordsmonn med høyere bio-

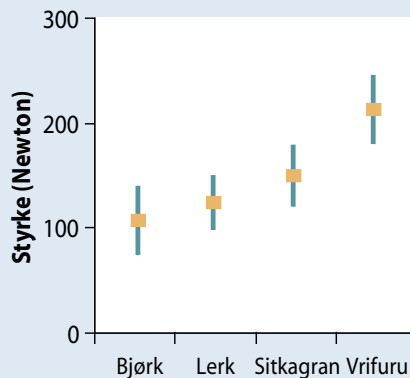


**Figur 3.2.** Beitemark og bjørkeskog på Dønnes i Dønna kommune, med utsikt mot Dønnamannen. Foto P. H. Nygaard

**Faktaboks 3.2****BOMULLSTOFF TIL NEDBRYTINGSMÅLING**

Innen programmet er det utført nedbrytningsstudier i jordsmonn under bestander av lerk, sitkagran, vrifuru og bjørk. Nedbrytning ble målt indirekte ved å sette ned strimler av stoff som inneholder 100% kjemmet bomull (Shirly Soil Bruial Test Fabric). Stoffet er framstilt spesielt for å måle cellulolytisk aktivitet i jorda. Stoffstrimlene settes på ulike dyp i jorda og utsettes dermed for biologisk nedbryting. Ved å måle strekk-kraften som er nødvendig for at strimlene ryker, får man et mål for nedbrytningsgraden av bomullstoffet: Jo større kraft som må tilføres for å slite av strimmelen, jo mindre nedbrutt er stoffet. Nedbrytningen av bomullstrimlene økte med tiden de stod ute, og den var størst i de øvre lagene av jorda. Figuren viser resultatene etter to måneder på 10 cm dyp.

Nedbrytningen var størst under bjørk, noe mindre for sitka mens vrifuru hadde minst nedbrytning. Nedbrytningen under lerk var om lag på samme nivå som bjørk. Nedbrytningen avtok med økende alder (tetthet), men økte dersom bestandene ble tynnet.



logisk nedbrytningshastighet enn sitkagran og vrifuru (**Faktaboks 3.2**). Også lerk (*Larix decidua*), som feller nålene om høsten, har mindre surt strø enn gran og furu, og nedbrytningshastigheten i lerbebestander er sammenlignbar med hva man finner i bjørkeskog.

**Spretthaler: små, men viktige!**

Forskjellene i jordsmonn forårsaket av ulikheter i strøfallet fra de ulike treslagene påvirker sammensetningen av organismer som lever i jordbunnen. Vi samlet inn prøver av spretthalefaunaen fra de tre ulike skogtypene på Dønnes. De fleste spretthaleartene er jordlevende. De er små, men opptrer ofte i enorme individtettheter og står for en betydelig del av omsetningen av organisk materiale i jorda. Fra hvert bestand ble det samlet inn 5 jordprøver fra 5 ulike steder i hver av de tre skogtypene. Innsamlingen av prøvene skjedde første gang i juni måned og gjentatt i oktober for å fange opp variasjonen i artssammenset-

ning gjennom sesongen. Det ble således tatt 150 prøver med totalt nærmere 8000 dyr. Innsamling og artsbestemmelse ble utført av Arne Fjellberg.

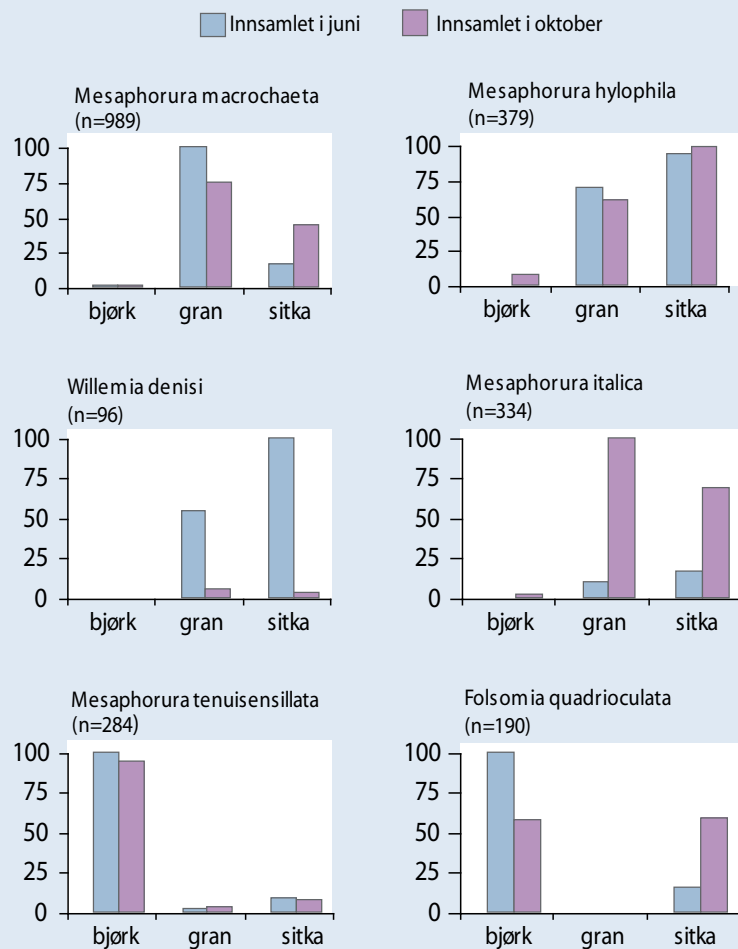
Spretthalefaunaen varierte mellom treslagene. I bestandet av norsk gran fant vi i juni en gjennomsnittlig tetthet på ca. 112 000 individer pr. m<sup>2</sup>. De tilsvarende tallene for sitkagran og bjørk var henholdsvis 63 000 og 41 000 individer pr. m<sup>2</sup>. I oktober var tettheten redusert til ca. 60% av resultatene fra juni, men med om lag det samme innbyrdes forholdet mellom bestandene som tidligere. Det kan være flere årsaker til de store forskjellene i tetthet. (1) Klimaet i skogbunnen i den åpne bjørkeskogen er mer påvirket av vind og solinnstråling enn de tette bartrebestandene. Dette gir større variasjoner i temperatur og fuktighetsforhold, hvilket kan føre til redusert levedyktighet i spretthalepopulasjonene. (2) Næringstilgangen i form av strø er langt større i bartrebestandene, og den

langsomme nedbrytningen av strøet kan gi spretthalene mindre konkurranse fra andre nedbryterorganismer. (3) Strøfallet til de ulike treslagene har forskjellige egenskaper, og den norske spretthalefaunaen er antakelig dårligere tilpasset strø fra sitka enn norsk gran.

I alt ble 52 arter spretthaler identifisert, men antall arter pr. bestand og innsamling varierte lite, fra 29 arter i sitkabestandet i oktober til 34 arter i granbestandet i juni. Artsantallet pr. prøve var større i granbestandet enn i de andre bestandene. Dette skyldes i hvert fall delvis høyere individantall pr. innsamling. Det var noen få dominerende spretthalearter i hvert bestand, mens mange av artene bare var representert med et fåtall individer. Den vanligste arten var *Parisotoma notabilis* med 2037 individer, mens 7 arter bare ble registrert med ett enkelt individ. De 10 vanligste artene utgjorde nærmere 80% av det totale antallet. Ingen av artene var overraskende i forhold til studieområdets geografiske beliggenhet; sannsynligvis har artene eksistert i dette landskapet også før skogreisningen skjedde.

Artssammensetningen varierte mellom skogbestandene. Faunaen i bjørkebestandet skilte seg tydelig fra bartrebestandene. Dette skyldes antakelig både ulikheter i skogstruktur og jordsmonn. Bjørkebestandet har 12 arter som ikke ble registrert i verken gran- eller sitkabestandet. I granbestandet ble det bare funnet tre slike "unike" arter, og i sitkabestandet kun to. Kombinasjonen av gran og sitkagran har 10 arter som ikke ble registrert i bjørkebestandet. Også mange av artene som ble påvist i alle bestandene viser store forskjeller i individtetthet mellom bestandene (**Figur 3.3**). Spretthalene er en interessant gruppe å studere med hensyn på nedbrytningen i jordbunnen. Den mangfoldige floraen i bjørkeskogen i forhold til den praktisk talt vegetasjonsløse skogbunnen i bartreplantinger gir helt andre levevilkår. Et fåtall av artene som ble funnet i

**Figur 3.3** Noen eksempler på spretthalearter som viser stor variasjon i individtetthet mellom de undersøkte bestandene av henholdsvis bjørk, gran og sitkagran. For hver art er gjennomsnittstetthetene for bestanden normalisert slik at innsamlingen med den største tettheten får verdi 100. Blå søyler representerer innsamling i juni, mens fiolette søyler representerer innsamling i oktober.



bjørkeskogen er dessuten knyttet til den overjordiske delen av vegetasjonen.

### Nisser på lasset?

De økologiske forholdene og artssammensetningen endres når miljøfremmede treslag blir introdusert. For noen grupper, som karplanter og plantespisende insekter, kan de lokale artsantallene bli kraftig redusert i et plantefelt. For andre grupper kan det dreie seg om en utskiftning av arter og endring i de relative bestandsstørrelsene uten at det totale artsantallet behøver å gå ned. Spretthalene kan i stor grad tjene som eksempel på det siste

Arter kan dukke opp som følge til nye nøkkelarter. Et eksempel på dette er soppfloraen i en del etablerte bestander av lerk i Tingvoll kommune i Møre og Romsdal. Lerk er ikke viltvoksende i Norge, og den har noen andre prefe-

ranser for sopparter når det gjelder etablering av mycorrhiza, enn våre hjemlige trearter. Totalt er et titalls sopper som kan kalles lerkespesialister, kjent i Skandinavia. Soppundersøkelsene er utført av John Bjarne Jordal, med bistand fra Tor Erik Brandrud.

Lerkespesialistene lerkesopp *Suillus grevillei* og lerkemusserong *Tricholoma psammopus* er vanlige i bestandene. Lerkesopp synes å etablere seg allerede sammen med enkeltstående unge lerketrær, mens fruktlegemer av lerkemusserongen synes å forekomme hyppigst ved større lerketrær. Lerkesopp er vanlig der lerk vokser, og den er funnet nord til Troms. Lerkemusserong er noe mindre vanlig, og arten er funnet nordover til Nord-Trøndelag. I undersøkelsesområdet forekommer disse soppene nokså uavhengig av variasjonene i bonitet.

Lerkesleipsopp *Gomphidius maculatus*, som er en lerkespesialist, er funnet flere steder i Møre og Romsdal, men ble ikke funnet i undersøkelsene på Tingvoll. Blant de øvrige norske lerkespesialistene er lerkelhårskål *Lachnellula occidentalis* og lerkekreft *Lachnellula willkommii*, også kjent fra Møre og Romsdal. Lerkelhårskål finnes nordover til Trondheim, mens lerkekreft er funnet opp til Nordland. Begge *Lachnellula*-artene er relativt vidt utbredt, og bør også finnes i Tingvoll.

De nevnte soppene kan tjene som eksempler på arter som ikke er tilsiktet innført, men som har etablert seg i Norge i løpet av de drøye 200 årene som har gått siden de første lerketrærne ble plantet her i landet. Fem arter er langt fra lerkas naturlige utbredelse, og er eksempler på at konsekvensene av introduksjoner er mangesidige. Lerkekreft er en alvorlig sykdoms-



**Figur 3.4.** Utsikt over landskapet i Tingvoll, med et veieplantert lerkebestand i forgrunnen. Foto P. H. Nygaard.

fremkallende parasitt som angriper barken på grener og stammer av europeisk lerk og flere beslektede arter, særlig etter frostskafer i kyststrøk. En teori for at mange introduserte arter sprer seg raskt, er at de på sitt nye levested slipper unna patogener og parasitter som har en bestandsregulerende effekt i deres opprinnelige utbredelsesområde. En videre spredning av lerkekreften kan påvirke det framtidige spredningsforløpet for europeisk lerk.

De øvrige soppartene som ble funnet, faller i flere økologiske grupper. En stor gruppe danner ektomykorrhiza med trær, særlig bjørk, men også furu og plantet gran og sitkagran. Noen av disse kan tenkes å gå over på lerk som mykorrhizapartner. Det ble i hovedsak funnet arter med vid utbredelse og stor hyppighet i Norge, neppe betinget av lerkeetableringene.

### Skogreisings tid er slutt – men hva nå?

Selv om etablering av plantefelt med miljøfremmede treslag gir en tydelig, og i mange henseende negativ, effekt på økosystemet, kan det hevdes at virkningen er begrenset fordi det tross alt finnes store arealer som ikke er tilplantet. Bruk av fremmede treslag frarådes imidlertid nå av skogbruksforvaltningen, og hele 85% av de totale skogs- og

utmarksarealene langs kysten er uberørt av aktiv skogreisning (**Faktaboks 3.1**).

Skal man vurdere virkningen av slike miljøfremmede arter, må man imidlertid se på artenes evne til å spre seg fra de tilplantede områdene. Siden de aller fleste plantasjer er under 50 år gamle, vil vi ennå bare se en liten del av den mulige spredningen. De fleste bartrær bruker 20 år eller mer før de begynner å produsere frø, slik at antallet generasjoner med mulighet for spredning og etablering av nye bestander foreløpig er svært lavt.

Denne korte tidsperioden gjør det vanskelig å forutsi i hvilken grad, og i tilfelle hvor hurtig, spredningen av fremmede treslag vil skje. Skogforsk har foretatt en del registreringer av spredningen av fremmede treslag. Ut fra undersøkelsene synes sitkagran å ha det største spredningspotensialet. Spredningen er størst til områder som er kulturpåvirket, f.eks. beiteområder eller områder hvor markoverflaten er forstyrret av hogst, vegbygging eller lignende. Nobelgran (*Abies procera*), vanlig edelgran (*A. alba*) og vest-amerikansk hemlökk (*Tsuga heterophylla*) viser også i sluttete bestander stedvis sterk naturlig foryngelse. Vrifuru har lite naturlig foryngelse, og er lite problematisk med hensyn til spredning.

### Sandvikslerka – et eksempel med 200 års historie

Ved studier av arters spredningsevne bør man ta utgangspunkt i virkelig gamle innplantinger. Et slikt eksempel finnes i Tingvoll kommune, der det i Sandvika ble plantet en lerceallé for ca 200 år siden. Trærne i alléen er europeisk lerk, frøene ble importert fra Skottland. Den naturlige utbredelsen til europeisk lerk er høyere liggende strøk i Mellom-Europa, og frøene var fra kultiverte trær. I Skottland har man dyrket lerk siden tidlig på 1700-tallet.

Sandviksalleen ligger nær havnivå, og fra bygda stiger terrenget bratt opp til fjellet, med de høyestliggende områdene opp mot 700 m over havet. Skoggrensa ligger på om lag 400 m over havet. Fjellområdene har i lang tid vært benyttet til beite, og en må anta at den klimatiske skoggrensa ville vært noe høyere uten kulturpåvirkningen.

Det ble i alt plantet ca 70 trær i alléen. Sju av de opprinnelige trærne lever fremdeles, og de har oppnådd en anelig størrelse. Denne introduksjonen er interessant fordi etablerte individer av lerk ble kartlagt av I. Tollan i 1932 i forbindelse med hans botaniske hovedfagsoppgave. Tollan avmerket sine funn svært nøyaktig slik at vi har kunnet etterspore hans forekomster. Det bemerkelsesverdige med spredningen fra Sandviksalleen er ikke at det har skjedd en viss etablering av individer i området rundt den åpne kulturmarka ved gården, men at den har spredd og etablert seg i områdene over tregrensa (**Figur 3.4**), i en avstand på flere km fra den opprinnelige spredningskilden. Tollan registrerte 54 trær i fjellområdene i 1932 (**Figur 3.5**).

### Stor populasjonsøkning for lerk på 70 år

Vi har foretatt en ny undersøkelse over spredning av lerk på Tingvoll. Alle lerkforekomster med høyde over 0,5 m ble koordinatfestet ved bruk av GPS. 19 av de 54 individene fra 1932 ble gjenfunnet, men totalt ble det nå funnet hele 270 bestander

av lerk. Disse utgjorde til sammen 1492 lerketrær med høyde over 0,5 m, samt rikelig med helt unge individer.

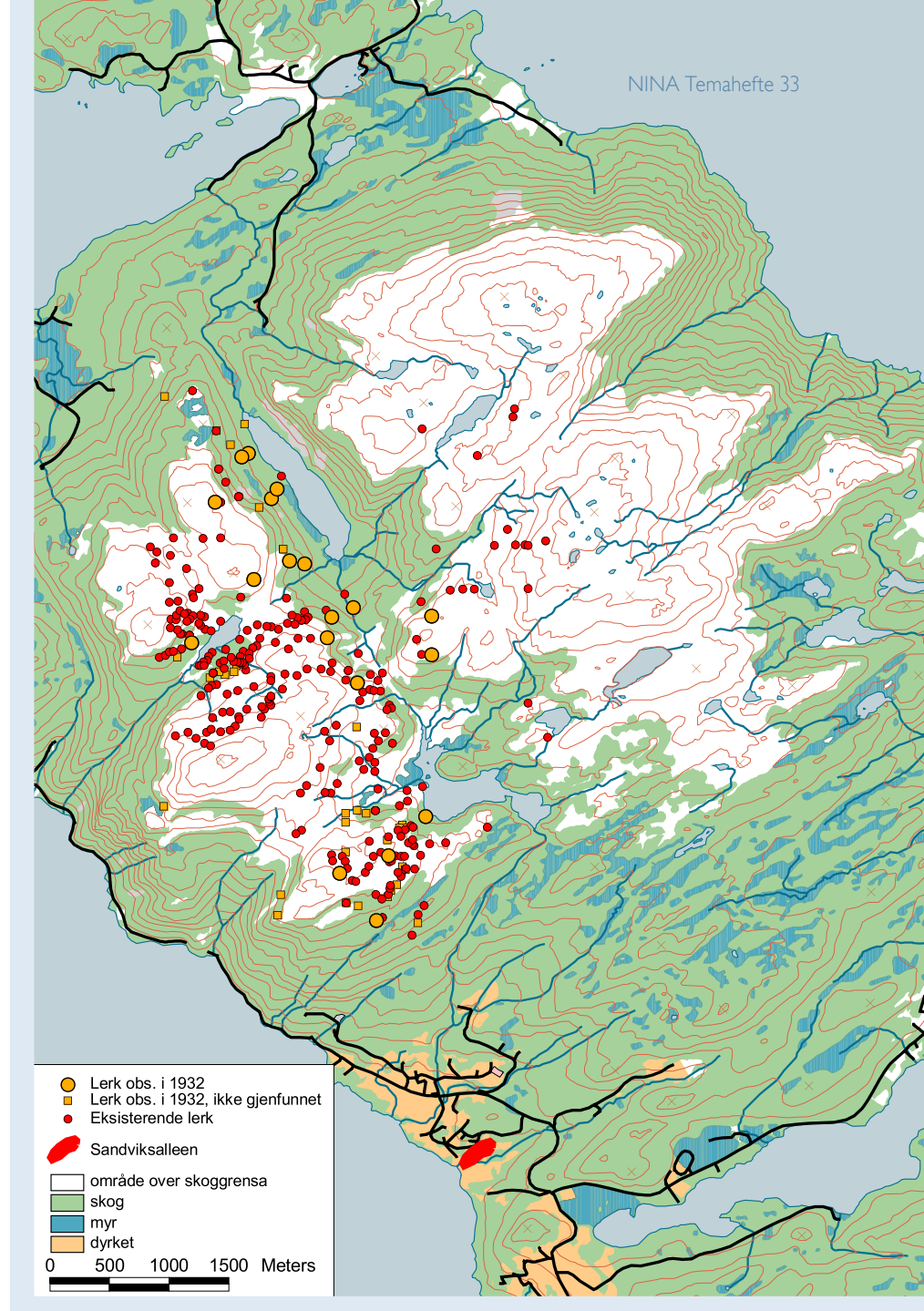
Det er flere interessante trekk med denne utviklingen. Få trær har klart å etablere seg i skoglia mellom alléen og fjellet. Den viktigste årsaken til gapet i spredningen skyldes neppe mangel på frø, men at lerk er et lyselskende treslag, og frøene spirer best under gode lysbetingelser. Etableringen av bestandene er avgrenset til en sektor i nordvestlig retning fra alléen. Dette mønsteret faller sammen med fremherskende vindretning i mars/april, når lerk sprer sine frø.

Noen av individene hadde alt i 1932 etablert seg 7 km fra alléen. Det tyder på at selv om det er usannsynlig at mange frø spres så langt, kan et fåtall frø som spres over lange distanser ha stor betydning når det gjelder endring av en arts utbredelse. Det at de fleste frøene havner forholdsvis nær mortreet, gjenspeiles i at det siden 1932 har skjedd en betydelig tetthetsøkning rundt de eldre forekomstene (jf. **Figur 3.5**) i tillegg til etablering av nye forekomster i utkanten av det tidligere området.

Det er interessant at en innlandsart som europeisk lerk er så vital i kystklimaet på Tingvoll. En mulig forklaring kan ligge i forhistorien. Det kan ha foregått en viss genetisk tilpasning/seleksjon i løpet av en eller to frøgenerasjoner i Skottland. Vi har også samlet genetisk materiale i forbindelse med denne spredningshistorien, både fra mortrærne i Skottland og fra trær i den opprinnelige alléen og fra ulike generasjoner av selvsådde trær på Tingvoll. Materialet er for tiden gjenstand for genetisk analyse.

### Jo mer det er, jo mer blir det!

Med utgangspunkt i disse spredningsbildene, og kjente sammenhenger mellom alder og størrelse på trærne, er det utviklet en enkel spredningsmodell som kan brukes til å si noe om framtidig spredning



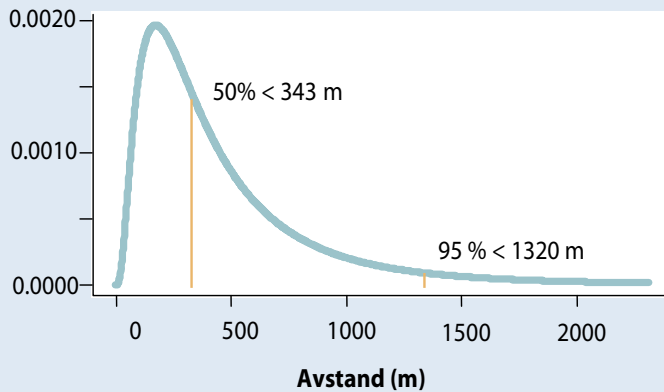
**Figur 3.5.** Utbredelsen av lerk på Tingvoll, sammenlignet mellom 1932 og i dag. Ekvidistanse 40 m.

av lerk. Olav Skarpaas har stått for det vesentligste utviklingsarbeidet av modellen. Modellen ble utviklet ved å: (1) rekonstruere bestandshistorien ved hjelp av en statistisk modell for alder som en funksjon av diameter i brysthøyde (DBH), og (2) tilpasse en lognormal kurve til observerte fordelinger av avstander mellom fertile trær og rekrutter (**Figur 3.6**).

I følge denne modellen, har 50% av rekruttene dukket opp innenfor en radius av 343 m fra mortreet, og 95% av rekruttene

innenfor 1320 m. Likevel antyder modellen at ett av tusen frø spres mer enn 2 km fra morplanten. For trær som produserer mange frø kan vi derfor vente spredning over store avstander.

Som man skulle forvente, viser en framskrivning til 2050 ved hjelp av modellen en kraftig fortetning rundt de eksisterende trærne, og avtagende tettheter utover (**Figur 3.7**). Lerk kan danne skog med tyngdepunkt i den nåværende utbredelsen, og spre seg tversover halvøya til de



**Figur 3.6.** Rekrutteringskurve som viser sannsynlighetsfordelingen av avstander fra mortrær til nyetablerte trær, basert på de historiske dataene om spredning av lerk på Tingvoll. Kurven ligger til grunn for modellen som er benyttet til framskrivning av spredningen av lerk.

østre fjellområdene, men trolig i lave tettheter (< 5 trær pr. km<sup>2</sup>) øst for det østlige fjellpartiet.

Denne framskrivningen tar utgangspunkt i bestandshistorien (rekruttering, overlevelse, spredning) slik den har vært fram til i dag. Flere faktorer kan imidlertid spille inn og endre spredningsmønsteret i forhold til **Figur 3.7.** Variasjon i vindretning og -hastighet kan føre til økt antall frø og lengre spredningsavstander i retninger med mye og sterk vind. Topografi vil trolig spille en rolle for vindhastigheter og deponering av frø. Spiring og etablering vil trolig variere med voksestedet; spesielt er lystilgangen viktig. Etter hvert vil også lokalt høye tettheter av lerk i seg selv kunne påvirke spiring, etablering og vekst.

Vi venter en betydelig fortetning av lerk i de vestre fjellområdene fram mot år 2050, og først og fremst like over den nåværende skoggrensa. Vi venter også en betydelig kolonisering i tilsvarende områder i det østlige fjellpartiet, som kan komme til å oppleve høyere tettheter enn vår framskrivning (**Figur 3.7**) antyder.

Det virker rimelig å anta at populasjonsveksten foreløpig har vært tilnærmet eksponensiell. Dette innebærer at den

samlede populasjonsstørrelsen vokser forttere jo større populasjonen blir. Hvis populasjonsveksten for en miljøfremmed art har et slikt forløp, er det stor risiko for at arten ikke anses som noe miljøproblem før man "plutselig" oppdager at den har blitt svært vanlig. Da kan det kanskje være i seneste laget å regulere artens videre økning.

Vi valgte lerk valgt som studietre fordi den er eksempel på en veldokumentert spredningshendelse som strekker seg lenger tilbake i tid enn de fleste andre introduksjoner av fremmede bartrær: Lerk er imidlertid et forholdsvis "hyggelig" treslag i forhold til mange andre introduserte arter: Vegetasjonsstudiene på Tingvoll viser at det er liten forskjell på bunnvegetasjonen i en lerkbestand og i bjørke- og furuskogene rundt. Lerk feller nålene om høsten og gir god lystilgang til bakken tidlig om våren, på samme måte som løvtrærne. Strøfallet er forholdsvis nøytralt, slik at en etablering av lerk neppe har dramatisk betydning for det biologiske mangfoldet på bakkenivået. Vi er imidlertid interessert i å videreutvikle modellen, samt å benytte den for andre introduserte bartrær. Modellen bør ha god overføringsverdi, og det er ingen spesiell grunn til å anta at for eksempel sitkagran har særlig dårligere spredningsevne enn lerk.

## Spiringseksperimenter i felt

Som ledd i vurderingen av treslagenes evne til å etablere seg i naturlig vegetasjon, har vi gjort såforsøk med frø av lerk, gran og sitkagran. I oppmerkede ruter à 0,25 m<sup>2</sup> ble det sådd 100 frø, med i alt 25 gjentak for hver av artene fordelt på ulike vegetasjonstyper ved Dønna og på Tingvoll. Resultatet har i hovedsak vært negativt med langt under 1% spiring. Utsåingen av frø har vært gjentatt årlig, og ved gjentatt inspeksjon har vi observert at med et par unntak har de observerte frøplantene tørket bort året etter. Eksperimentet gir derfor ikke grunnlag for å sammenligne artenes etableringsevne.

Dette gjenspeiler den generelle erfaringen med at frøspiringen er liten i ikke-forstyrret vegetasjon, men frøantallet som inngår i eksperimentet er svært lite i forhold til den frøproduksjonen som skjer i tilplantede felt. Resultatene kan derfor ikke legges til grunn for å si at ikke de fremmede treslagene etter hvert vil komme inn i naturlig vegetasjon, men spredningshastigheten til mer forstyrrede, kulturlivspåvirkede arter vil nok være betydelig større. Frøeksperimenter i felt er vanskelige, og dette belyses også ved at det ble observert 13 frøplanter i én enkelt sårute med sitkafrø på Tingvoll, uten at det var noen synlige egenskaper som kunne forklare hvorfor spiringen var så stor akkurat her.

## Gjort er gjort..... eller?

Mye som tyder på at de fremmede treslagene har kommet for å bli. Etter hvert som tiden går, øker frøproduksjonen stadig i de etablerte bestandene. Plantingene ligger ofte spredt i landskapet som små teiger, hvilket gjør spredning til de mellomliggende områdene sannsynlig. Det er viktig å få i gang arbeidet med en forvaltningsplan for håndteringen av fremmede treslag.

Foreløpig er en svært liten del av treplantingene hogstmodne. I framtida vil det imidlertid foregå en betydelig avvirkning av fremmede treslag. Et viktig spørsmål er



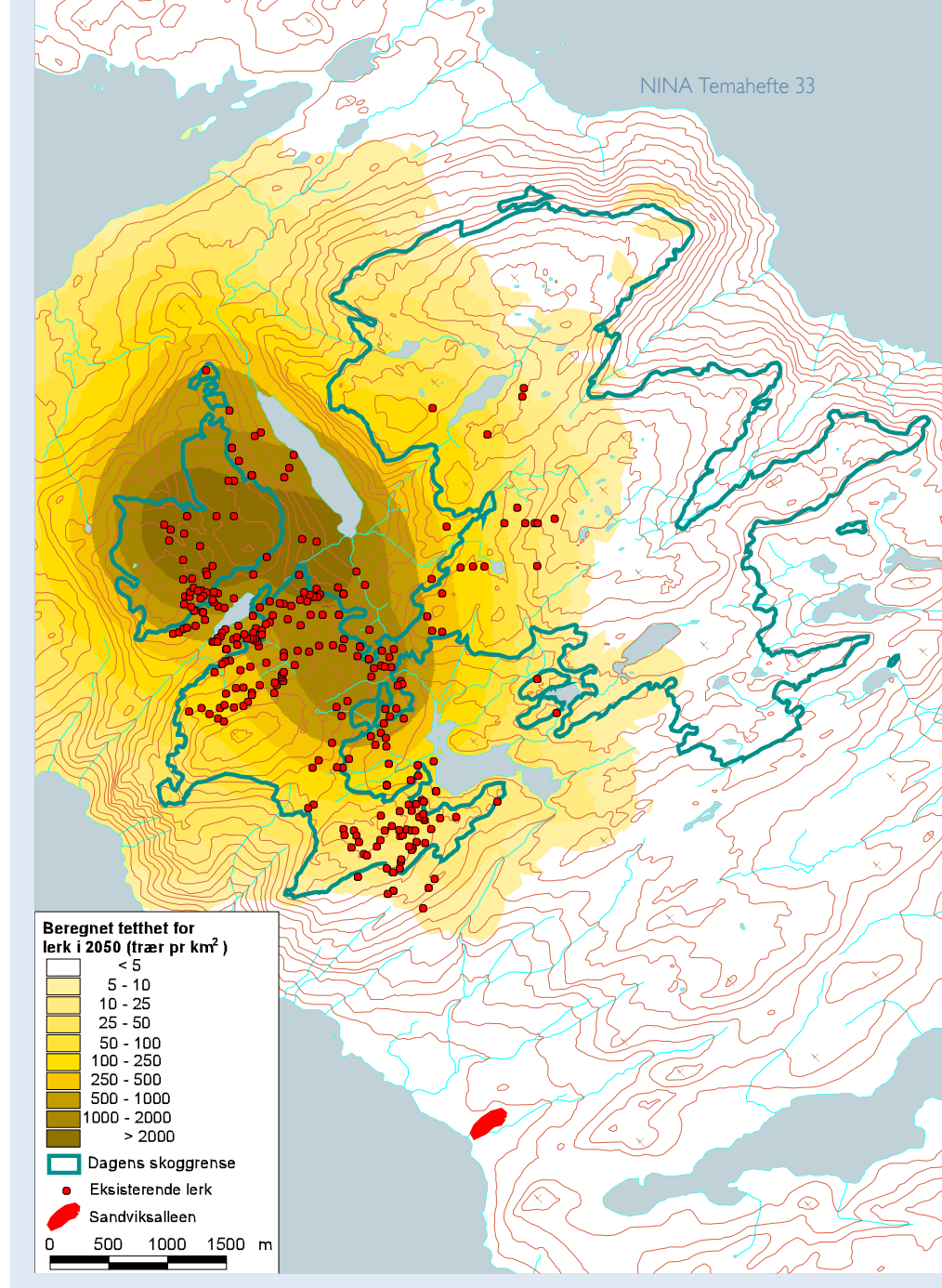
hva slags skogbruk og hvilken arealforvaltning som ønskes på slike områder etter at de er avvirket. Erfaringer tyder på at særlig sitkagran og hemlokk foryrger seg svært lett på hogstflater, og det er mulig at en ny generasjon skog kan genereres ut fra naturlig foryngelse. I forbindelse med avvirkningen ligger imidlertid en mulighet for å endre arealbruken. En videre analyse av de ulike artenes spredningspotensiale kan gi muligheter for å velge tresorter med redusert risiko for spredning i neste omløp, eller å satse på norske tresorter.

Av de utenlandske artene, er sitkagran det mest kritiske treslaget. Arten har god spredningsevne, og arealmessig er dette det mest brukte utenlandske treslaget. Sitkagran påvirker det biologiske mangfoldet på en særdeles negativ måte. Hvis det skal etableres en plan for å redusere påvirkningen av fremmede bartrær med hensyn til natur og til landskap, bør sitkagran prioriteres.

Skogarealet i kystområdene har de senere år også økt på grunn av gjengroing av tidligere kulturmark. Kystlandskapet er under betydelig endring, hvilket medfører også andre aspekter enn de økologiske og naturvernmessige sidene. Både trivsel, friluftsliv og verdier i kulturlandskapet blir påvirket av stadig større tredekket areal.

Man bør unngå å bruke treslag med høy spredningsevne. Det vil være naturlig å anlegge brede buffersoner rundt verneområder der fremmede bartrær ikke skal benyttes. Den enkelte grunneiers ansvar for å hindre spredning bør også diskuteres. En mulighet er å pålegge bruker å fjerne uønsket etablering rundt områder med forstlig aktivitet basert på fremmede treslag.

I naturvernsammenheng bør det etableres en overvåking av naturvernområder, spesielt i områder der rikere skogstyper inngår. Dermed kan etablerte individer av introduserte bartrær bli fjernet fortløpende for å danne større bestander.



**Figur 3.7.** Estimerte tettheter for lerk på Tingvoll basert på en spredningsmodell framskrevet til 2050. Ekvidistanse 40 m.

Eksemplet med lerka på Tingvoll indikerer at spredningspotensialet kan være stort, og at når spredningen først har skutt fart, vil det være seneste laget å sette inn oppryddingstiltak. Vi ønsker å videreutvikle denne modellen slik at den kan benyttes som et forvaltningsverktøy i forhold til introduserte arter. Det er også påkrevet å sette i gang en mer strukturert overvåking av spredningen, for å ha muligheter til å iverksette tiltak før utviklingen har kommet for langt. Mye tyder på at vi allerede er i ferd med å nå et kritisk punkt i denne utviklingen.

### Takk

Prosjektet, som er et samarbeidsprosjekt mellom NINA og Skogforsk, har blitt støttet av Landbruks- og matdepartementet og Norges forskningsråd. Prosjektet inngår i et nordisk samarbeid Affornord, støttet av Nordisk ministerråd. En rekke personer har bidratt til ulike elementer i prosjektet, hvorav de viktigste er nevnt underveis i teksten, Takk også til Roald Brean og Ingvald Røsberg, Skogforsk, samt Anders Often, NINA for deltagelse på feltarbeidet.



Foto: Bård Jørgen Bårdsen

# 4. Reindrift og fjelløkosystemet

Per Fauchald og Torkild Tveraa

*Tamreindrift spiller en nøkkelrolle i samisk kultur. Høye reintall, meldinger om overbeite og store rovdyrskader har de siste årene satt et negativt fokus på denne næringen. Vi har studert hvilke faktorer som påvirker produktiviteten i reindriften, og hvordan beite fra reinsdyr påvirker fjelløkosystemet.*

En økologisk bærekraftig reindrift innebærer at man sikrer en langsiktig og stabil produksjon av rein uten at det går på bekostning av, eller fører til store endringer, i naturmiljøet. Det høye reinantallet i Finnmark har stått sentralt i debatten rundt tamreindriften. Det blir hevdet at reinen ødelegger beitegrunnet. Overbeite reduserer dyrenes kondisjon, og gjør dem mer sårbar for sykdom, ugunstige vinterforhold og rovdyr. Resultatet er lave slaktevekter og lav og variabel produksjon. På den annen side vil beitepresset fra reinen påvirke vegetasjonen og dermed fjelløkosystemet. Beite fra husdyr reduserer dominansen til veddannende busker og trær, og slipper til mer beiteresistente arter av gress og urter. Beite fra rein kan derved øke produktiviteten og artsdiversiteten i økosystemet. Et svært høyt beitetrykk fører imidlertid til at en stor del av plantebiomassen fjernes med erosjon og forørkning som resultat. Hvilket av scenariene som er gjeldende i reinbeitedistriktene i Finnmark, har åpenbart stor

betydning for fjelløkosystemets struktur og funksjon.

Sikring av en langsiktig og stabil tamreindrift forutsetter kunnskap om hvordan produksjon påvirkes av høsting, klima, rovdyr og reinantall. Vi har analysert data fra alle norske reinbeitedistrikter fra 1981 og fram til i dag. Deler av prosjektet har vært finansiert av Norges Forskningsråd gjennom prosjektet "Naturlig produksjon og høsting i reindriftnæringen". Et studium basert på data fra reindriftnæringen". I 2003 startet vi et tverrfaglig prosjekt for å kartlegge samspillet mellom reindrift og fjelløkosystemet. Prosjektet fikk navnet "Økosystem Finnmark", og er finansiert av Norges Forskningsråd. Vi vil her presentere resultatene fra analysen av data fra reindriften samt noen resultater fra Økosystem Finnmark.

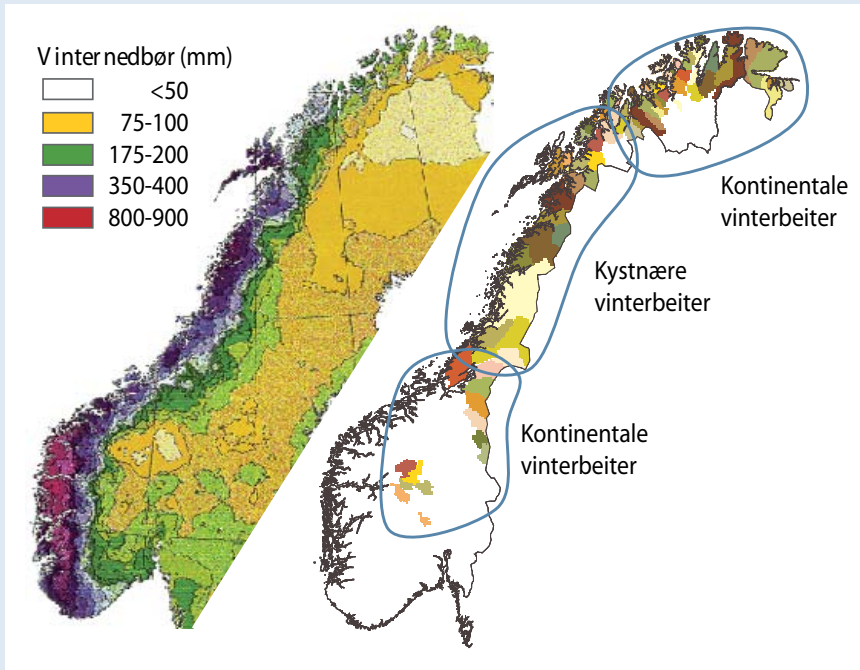
## En økologisk bærekraftig reindrift

Norsk reindrift er preget av stor variasjon i slakteuttak og reinantall mellom ulike



Foto: Torkild Tveraa

områder og år. Noen områder har generelt større dyr eller høyere produksjon enn andre områder. For eksempel har reinbeitedistriktene helt øst i Finnmark større dyr og større slakteuttak enn distriktene lenger vest. På nittitallet var slakteuttaket i Finnmark generelt lavt, og reinantallet gikk ned. De siste fire årene har imidlertid produksjonen tatt seg opp, og reinantallet er tilbake der det var på slutten av åttitallet. Forskjeller og endringer i produksjon og tap har vekselvis vært forklart med forskjeller i reinantall, mengden rovdyr, klimatiske forhold og driftsform. For å forstå disse sammenhengene har vi analysert data fra samtlige reinbeitedistrikter i Norge fra 1981 og fram til i dag. Vi viser at produksjon i reindriften er knyttet til tilgangen til kontinentale vinterbeiter og høstingsregime. I områder med kontinentale vinterbeiter, er man helt avhengig av en intensiv høsting for å oppnå en bærekraftig reindrift. I områder med mer kystnære vinterbeiter forblir reinantallet og produksjonen lav.



**Figur 4.1.** Til venstre vises gjennomsnittlig nedbør vinterstid i Norge fra 1961-90. Figuren er hentet fra Tveito et al. (1997). Til høyre er reinbeitedistriktene i Norge gjengitt med ulike farger. Merk at Finnmarksvidda er felles vinterbeite, og derfor ikke har noen inndeling. Avhengig av vinterklima, kan reinbeitedistriktene deles inn i områder som har henholdsvis kontinentale og kystnære vinterbeiter.

### Reindrift i Norge

Reindriften utnytter primært marginale utmarksområder, og er i denne sammenheng en arealkrevende næring hvor 140 000 km<sup>2</sup>, eller hele 40 % av Norges landareal er reinbeiteland. Reindriften er delt inn i 75 separate reinbeitedistrikter med klart definerte grenser. For disse distriktene finnes det data over reinantall, slakteuttak og slaktevekter. Disse dataene utgis årlig i form av "Ressursregnskap for reindriften", og stammer fra reineierens innmelding gjennom "Melding om reindrift" samt slaktevekter og slakteuttak fra slakteriene.

Reinbeitedistriktene er atskilt ved hjelp av naturlige barrierer, reingjerder og gjeting. I Finnmark har de fleste distriktene kun hatt klart definerte grenser om sommeren. Om vinteren trekker flokkene inn på "felles" vinterbeiter på Finnmarksvidda. Også disse beiteene er tradisjonelt oppdelt mellom ulike siida-grupper (arbeidsfelleskap),

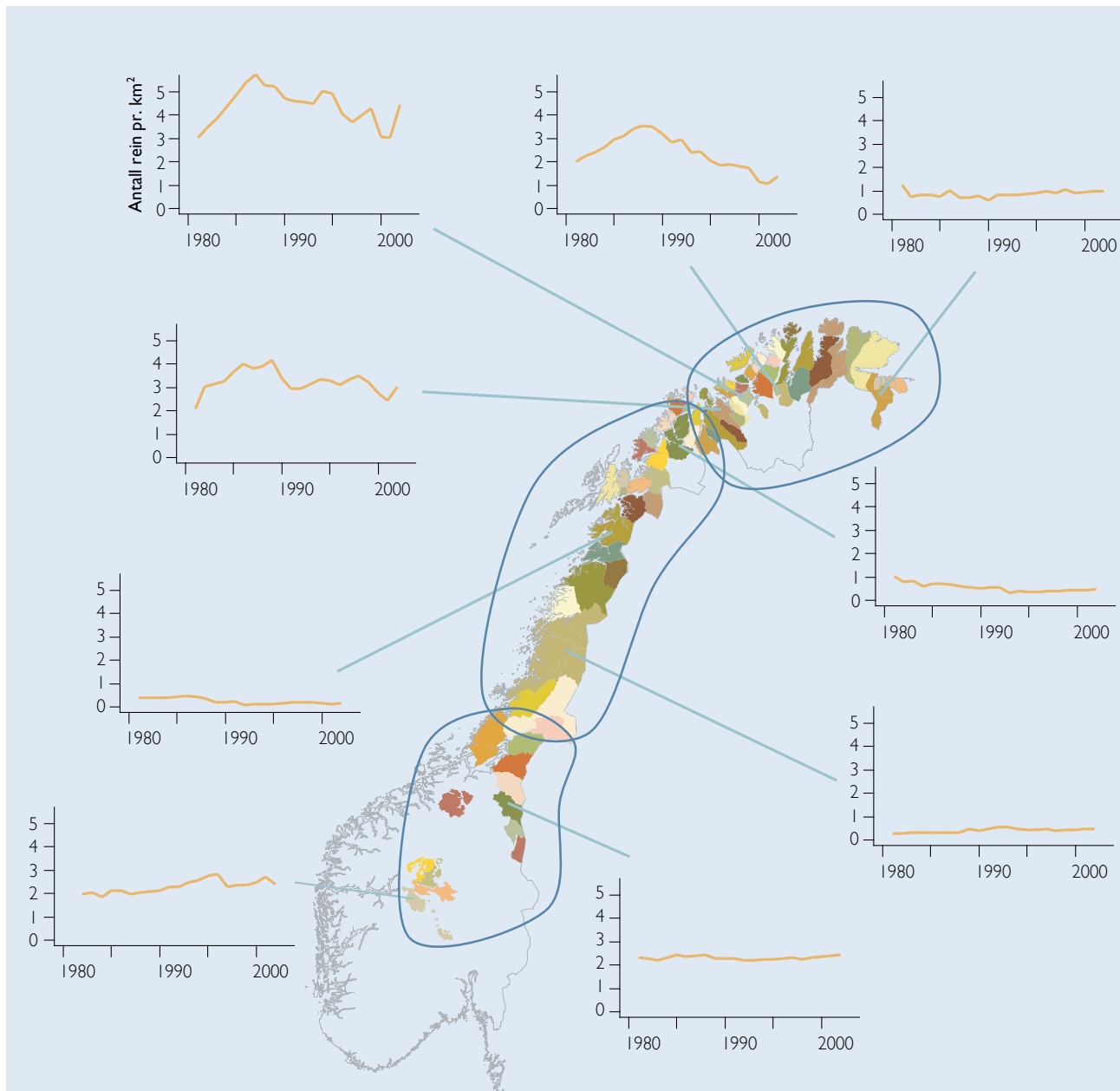
men man har ikke prøvd å definere disse grensene før i de senere årene. Historisk sett migrerte reinen og reieneierne mellom kontinentale vinterbeiter i Sverige, Finland og Russland og sommerbeiter langs kysten av Norge. Stengningen av den russiske og finske grensen på 1800-tallet samt de etterhvert kraftige begrensinger på bruken av beiteland i Sverige, har redusert de norske reindriftsutøvernes tilgang på kontinentale vinterbeiter.

### Produksjon, høsting og vinterbetingelser

I kontinentale områder er vinteren preget av lite og tørr snø som det er lett å grave i. Dermed kan reinen enkelt grave seg ned til matfattet. I kystnære områder er derimot vinteren preget av store, variable snømengder og hyppige vekslinger mellom snø og regn. Snøen er ofte hardpakket slik at plantene blir vanskelig tilgjengelige. Bortfallet av grenseoverskridende reindrift,

dvs. reindrift hvor dyrene bruker beiteområder på tvers av de nasjonale grensene, har gjort at man klimatisk kan dele norske reinbeitedistrikter i to grupper; distrikter med tilgang til kontinentale vinterbeiter og distrikter som mangler slik tilgang. Reinen i Finnmark og i Sør-Norge har kontinentale vinterbeiter mens vinterbeitene i Troms og Nordland er mer kystnære (Figur 4.1).

I områdene med kystnære vinterbeiter, har reinantallet vært stabilt lavt de siste 20 årene. I de kontinentale områdene har derimot reinantallet vært variabelt og ofte høyt (se Figur 4.2). Det er en sammenheng mellom reinantall og størrelsen på dyrene (Figur 4.3). Generelt har distrikter med lave reintettheter større dyr enn distrikter med høye tettheter. De aller største dyrene finner vi i de kystnære områdene. Siden veksten langs kysten er så god, skulle man kanskje vente et høyt slakteuttak der. Men i disse områdene er slakteproduksjo-



**Figur 4.2.** Utviklingen i reinantall for et utvalg distrikter i Norge fra 1981. Reinantallet er gjengitt som antall rein per km<sup>2</sup>. Legg merke til de vedvarende lave tetthetene i de kystnære områdene i Nordland og Troms. Øst Finnmark og Sør Norge har relativt høye men stabile tettheter, mens reinantallet i fellesbeiteområdene i Finnmark er høye og fluktuerende.

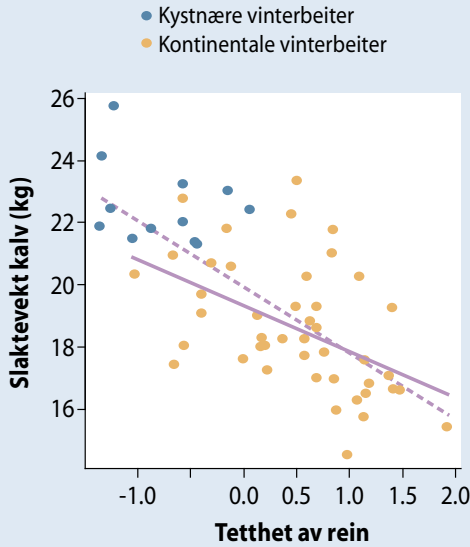
nen lav, og tilnærmet uavhengig av dyrenes størrelse. I områdene med kontinentale vinterbeiter, er slakteuttaket større, og vi finner en positiv sammenheng mellom slakteuttak og størrelse (Figur 4.4).

Sammenhengen mellom tetthet, størrelse og slakteuttak i de kontinentale områdene tyder på at reindriften i disse distriktene i stor grad er styrt av høstingen. I distrikter

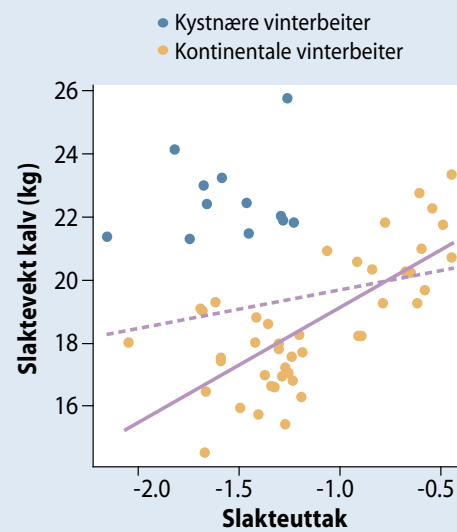
der man har høy produksjon og høster mye, er dyrene store, og tettheten lav. I distrikter med lav produksjon og lite høsting, går tettheten opp, og dyrene blir små. I de kystnære områdene, er dyrene store uavhengig av slakteuttaket, og produksjonen er generelt svært lav. Reindriften i disse områdene ser dermed ut til å være begrenset av andre faktorer enn høstingen.

### Hva regulerer reinantallet?

I den grad reinantallet ikke reguleres av høsting, vil andre, naturlige mekanismer være viktige. Man kan tenke seg at høye reinantall påvirker beitegrunnlaget slik at år med mye rein gir redusert kalveproduksjon og omvendt. Uten høsting vil reinantallet dermed stabilisere seg på et nivå som er bestemt av beitenes "bæreevne". Det kan imidlertid ta lang tid før beitegrunnlaget



**Figur 4.3.** Sammenhengen mellom tetthet av rein (antall/km<sup>2</sup>, log transformert) og slaktevekt av kalv. Lave tettheter gir høy slaktevekt. De laveste tetthetene og høyeste slaktevektene finner vi i distriktene med kystnære vinterbeiter. Hvert punkt i figuren representerer gjennomsnittet for et reinbeitedistrikt fra 1981-2002.



**Figur 4.4.** Sammenhengen mellom slakteuttak og slaktevekt av reinkalver. Hvert punkt i figuren representerer gjennomsnittet for et reinbeitedistrikt fra 1981-2002. Slakteuttak er antall dyr som slaktes pr. dyr i vårflokk (log transformert), og er et mål på den gjennomsnittlige produksjonen i hvert distrikt. For de kontinentale områdene betyr lavt slakteuttak små dyr mens høyt slakteuttak er forbundet med store dyr. Kystnært er slakteuttaket lavt selv om kalvene er store.

bedres etter perioder med høye reinantall. Dette gir tidsforsinkelser i tetthetsreguleringen og svingninger i reinantallet. Man kan også tenke seg at reinantallet blir regulert av faktorer som virker uavhengig av tettheten, som ugunstige vintre med store snømengder. Slike tetthetsuavhengige forhold gir "støy" i bestandsdynamikken slik at bestandene varierer mer eller mindre tilfeldig.

### Tidsforsinkelser

I den grad reinantallet reguleres av naturlige, tetthetsavhengige faktorer, finner vi relativt store tidsforsinkelser i våre analyser. Dette betyr at man gjerne kan ha høy produksjon i år med høye reinantall og omvendt. Tas ikke produksjonsoverskuddet ut i form av høsting, fører dette til svingninger i bestandene. Videre kan det ta flere år før en reduksjon i reinantallet gir økt produksjon. Dette er viktige momenter man må ha med seg når man

i dag prøver å gjennomføre reduksjoner i reinantallet i Finnmark. Man kan ikke vente en umiddelbar produksjonsøkning som følge av redusert reinantall.

### Klima

Vinterklimaet kan være den viktigste tetthetsuavhengige faktoren som påvirker reindriften. Vi har analysert dynamikken i reinbeitedistriktene opp imot klimaindeksen AO (Arctic Oscillation Index) for vinterhalvåret. Denne indeksen beskriver lavtryksaktiviteten, og dermed det generelle klimaet i nordområdene. Når indeksen er høy, er vintrene milde og nedbørsrike, når indeksen er lav, er vinterklimaet kaldt og tørt. Indeksen reflekterer med andre ord rimelig godt det som ansees for å være henholdsvis dårlige og gode vinterforhold for rein. En høy AO sammenfaller med nedgang i reinantall, det vil si at reinantallet går ned etter nedbørsrike og milde vintre. Videre er reinen mer sårbar for dårlige

vintre i distrikter med generelt lave kalvevekter enn i distrikter med høye kalvevekter (Figur 4.5). Det er verdt å merke seg at i kontinentale områder med små dyr, er sårbarheten for ugunstige vintre til dels større enn i kystnære områder.

### Rovdyr og rovdyrskadeerstatning

Rovdyr har av mange blitt ansett som en av de viktigste årsakene til tap i reindriftsnæringen. Vi har undersøkt hvordan erstatningskrav og erstatningsutbetaling har fordelt seg mellom ulike reinbeitedistrikter i de siste årene (Figur 4.6). Erstatningskravet er det kravet som reieneierne retter mot miljøvernmyndighetene for tap til fredet rovvilt. Erstatningsutbetaling er den utbetalingen som faktisk blir gitt. Det er sammenheng mellom slaktevekt på kalv og rovdyrskadeerstatning. I reinbeitedistrikter med lave slaktevekter, er utbetalingene betydelig større enn i områder med høye slaktevekter. De kystnære områdene og

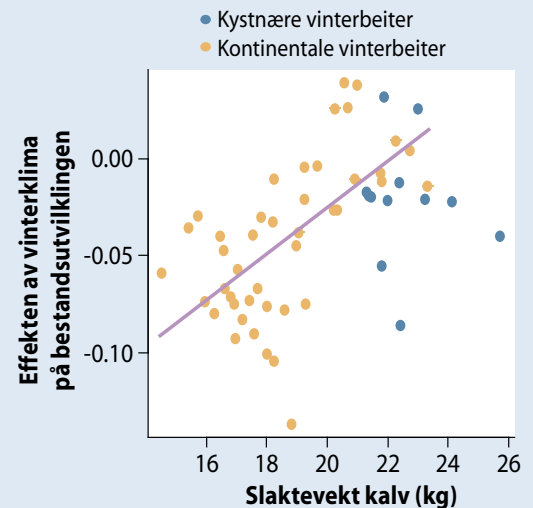
Nord-Trøndelag har større utbetalinger og krav enn distriktene med kontinentalt vinterklima.

I den grad erstatningene reflekterer rovdyrskade, betyr dette at rovdyrbelastningen må være større i Nord-Trøndelag, Nordland og Troms enn i Finnmark og Sør-Norge. Videre antyder dataene at distrikter med små dyr er mer utsatt for rovdyr enn distrikter med store dyr. En økning i slaktevektene gjennom for eksempel reduserte tettheter ville dermed kunne redusere rovdyrtapet. Alternativt reflekterer erstatningsutbetalingene kun produksjon innenfor hvert enkelt distrikt. Det vil si at lav produksjon i kystnære områder og i distrikter med lavt slakteuttak og lave vekter, blir kompensert med høye erstatningskrav og tilsvarende høye utbetalinger.

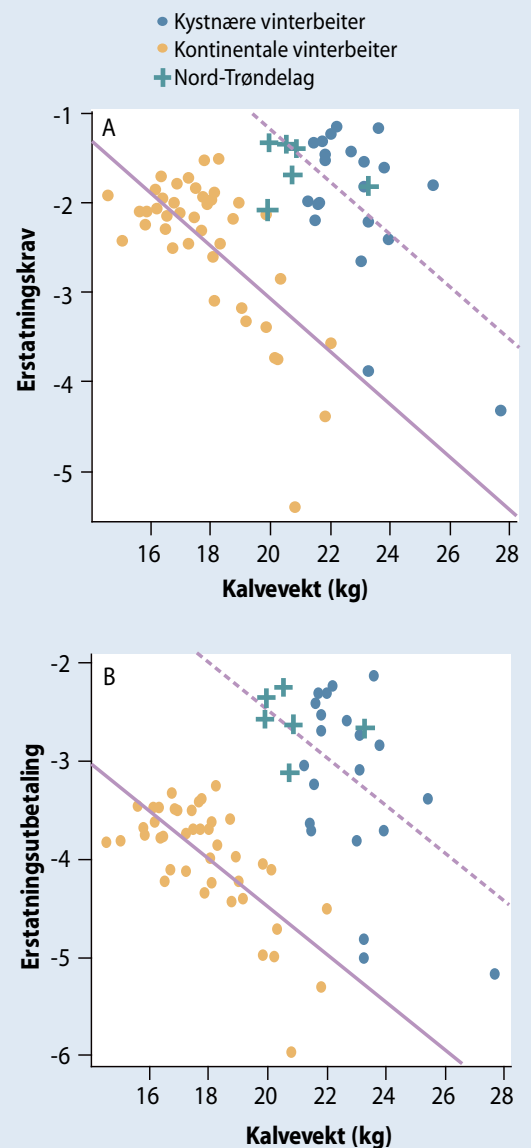
### Konklusjon

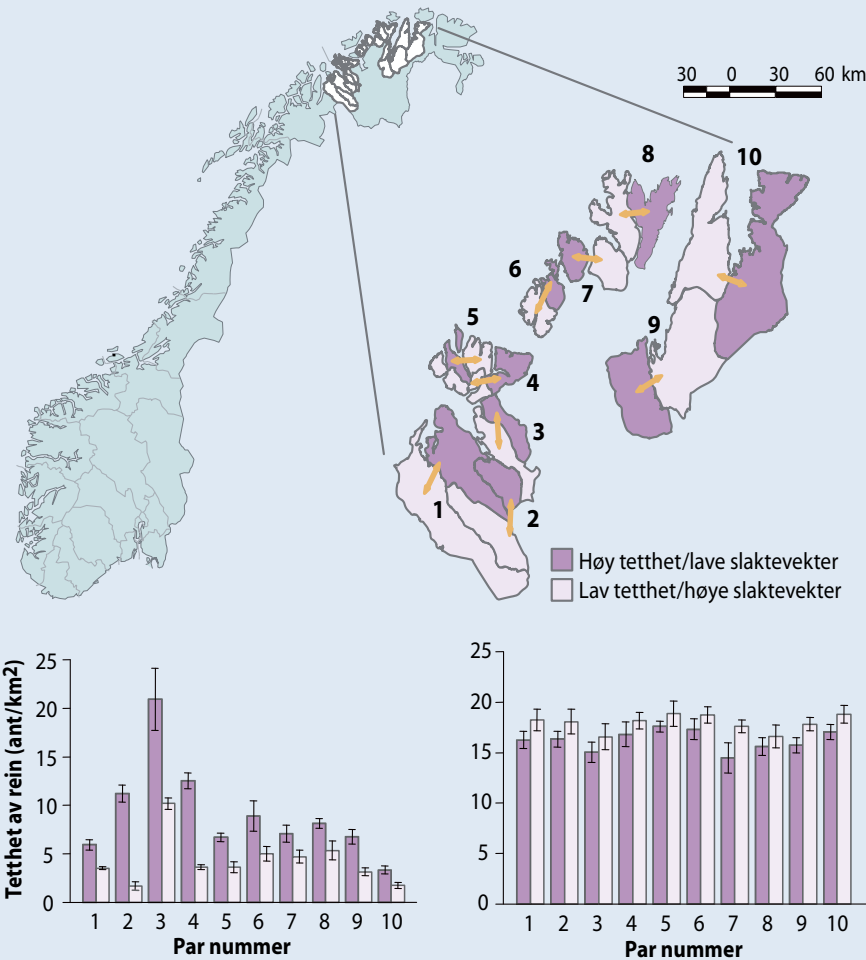
Våre analyser viser at høsting og tilgang til gunstige vinterbeiter har konsekvenser for dynamikk, slaktevekter og produksjon av rein. I områder uten kontinentale vinterbeiter (Nordland og Troms), holdes reinantall og slakteuttak på et lavt nivå. Disse områdene har store dyr med lav produksjon, noe som sannsynligvis er en tilpasning til vanskelige vinterforhold. Resultatet er at reinantallet i disse områdene holder seg godt under naturens bæreevne. I områder med kontinentale vinterbeiter (Finnmark og Sør-Norge) ser bestandene derimot ut til å kunne vokse utover denne bæreevnen. En bærekraftig reindrift i disse områdene er derfor bare mulig gjennom intensiv høsting. I en del distrikter hvor man høster intensivt, holdes reinantallet stabilt, vektene er høye, og sårbarheten for dårlig vinterklima og rovdyr er lav. I andre distrikter, spesielt i fellesbeiteområdene i Finnmark, varierer reinantallet praktisk talt uavhengig av høstingen. Dette resulterer i lav produksjon, lave slaktevekter, et fluktuerende reinantall, og stor sårbarhet overfor vanskelige vintrer. I disse områdene ønsker man store flokker framfor høy produksjon. Denne situasjonen muliggjøres gjen-

**Figur 4.5.** Effekten av vinterklima på bestandsutviklingen i de ulike reinbeitedistriktene. Vinterklima er målt som AO (Arctic Oscillation Index). Negativ effekt betyr at ugunstig vinterklima gir nedgang i reinantallet. Reinbeitedistrikter med lave kalvevekter er mer sårbare for dårlige vinterforhold enn reinbeitedistrikter med store kalver



**Figur 4.6.** Sammenhengen mellom slaktevekt på kalv og rovdyrskadeerstatning i norske reindistrikter. Øverst er erstatningskrav fra reineier, nederst er erstatningsutbetaling (log transformert). Data er gjennomsnitt fra 1985 – 2002. Legg merke til at distriktene fra Nord-Trøndelag faller sammen med de kystnære distriktene i Nordland og Troms. Erstatningsbeløpene er høyest i Nord-Trøndelag og i de kystnære områdene. Erstatningsbeløpene øker for lavere kalvevekter, slik at utbetalingene er størst i distrikter med lave slaktevekter.





**Figur 4.7.** I prosjektet "Økosystem Finnmark" er ti par nabadistrikter blitt plukket ut som studieobjekter (øverst). I hvert par har det ene distriktet hatt vedvarende høye tettheter og lave slaktevekter mens det andre distriktet har hatt lave tettheter og høye slaktevekter (nederst). Over tid har høytetthetsdistriktene hatt høyere beitebelastning sammenlignet med lavtetthetsdistriktene. Ved å sammenligne plante og dyreliv innad i hvert par, studerer vi hvordan vedvarende høy beitebelastning påvirker fjelløkosystemet.

nom fordelingen av subsidier i næringen. Rovdyrskadeerstatningene virker i praksis på denne måten, og sementerer dermed en situasjon som ikke er bærekraftig.

### Økosystem Finnmark – hvordan påvirker reindriften fjelløkosystemet?

I Finnmark er vi i gang med et større prosjekt hvor vi studerer sammenhengen mellom reindrift og fjelløkosystemets struktur og funksjon. Prosjektet har fått navnet "Økosystem Finnmark", og er et tverrfaglig prosjekt som belyser økologiske, økonomiske, forvaltningsmessige og sosiale drivkrefter. Utgangspunktet for prosjektet har vært geografiske forskjeller i produksjon, driftsform og reinantall i Finnmark.

### Design for økologiske studier

Tiltross for at reinantallet i Finnmark har variert mye de siste 20 årene, er innbyrdes forskjell mellom distriktene ganske konstant. Distrikter med de høyeste tetthetene i 1980, har med andre ord også de høyeste tetthetene i dag. Samtidig er det også slik at distriktene som har de høyeste tetthetene i gjennomsnitt også har de laveste slaktevektene. Dette betyr at belastningen på beitene i høytetthetsdistriktene sannsynligvis er større enn i lavtetthetsdistriktene. I Økosystem Finnmark ønsker vi å studere hvordan den vedvarende forskjellen i tetthet av rein har påvirker økosystemet.

I dette prosjektet har vi plukket ut 10 par av nabadistrikter med henholdsvis høy tetthet/lave slaktevekter og lav tett-

het/ høye slaktevekter. Slaktevekter og reinantall er gjennomsnittsverdier hentet fra "Ressursregnskap for reindriften fra 1981 – 2000" (se **Figur 4.7**). Med dette designet kan vi sammenligne distriktspaar som ellers er ganske like, med hensyn til geografi, klima og driftsformer.

I 2003 gjennomførte vi et omfattende vegetasjonsstudie i alle de 20 distriktene. I dette storskalastudiet undersøkte vi vegetasjonens struktur og artssammensetning. Foreløpige analyser antyder relativt store forskjeller i plantesamfunnene mellom høytetthets og lavtetthetsdistriktene. Forskjellene mellom distriktene er størst i de næringsrike områdene. Biomassen av viktige beiteplanter er lavere i høytetthetsdistriktene enn i lavtetthetsdistriktene.



### Primærproduksjon og plantebiomasse

For å undersøke om høye reintettheter påvirker den totale plantebiomassen har vi analysert et satellittbilde over studieområdet (**Figur 4.8**). Den 27. juli 2000 var tilnærmet skyfri i hele studieområdet, og Landsat TM bildet dekker samtlige distrikter. Dette satellittbildet har en oppløsning på 30x30 m<sup>2</sup>, og vi har for hvert av disse feltene beregnet en vegetasjonsindeks (NDVI = Normalized Differenced Vegetation Index). Denne indeksen måler forskjellen i refleksjon mellom det infrarøde og røde spektrum, og er et mål på plantebiomassen og -produksjonen (egentlig fotosynteseaktiviteten) på stedet.

Planteproduksjonen avhenger av terrenget, dvs. høyden over havet, helningsretningen, osv. For å kontrollere for disse faktorene har vi brukt en terrengmodell for studieområdet. Videre har vi fjernet områder med bebyggelse, veier, innmark og vann. Den faktoren som forklarer mest av variasjonen i NDVI, er høyde over havet (**Figur 4.9**). Dette illustreres også godt av satellittbildet hvor fjellområder har en grå farge mens daler er mørkt grønne. I analysene fant vi at forskjellen i plantebiomasse mellom høy- og lavtetthetsdistriktene var avhengig av høyde over havet. I lavlandet fant vi ingen forskjell mellom distriktene, mens på høyder over ca. 400 meter fant vi lavere plantebiomasse i distrikter med høy tetthet av rein. (**Figur 4.10**). I Finnmark er vegetasjonen ofte sparsom så høyt, og finnes gjerne flekkvis mellom grus og sand. Det er grunn til å tro at høye reinantall har gitt økt erosjonen i disse fjellområdene.

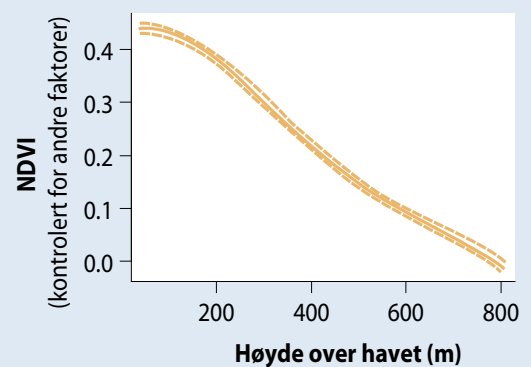
### Konklusjon

I prosjektet "Økosystem Finnmark", som skal vare fram til 2007, studerer vi drivkreftene rundt reindrift i fjellet. Resultatene så langt antyder at vedvarende høye reinantall påvirker vegetasjonen gjennom endringer i artssammensetning og plantebiomasse. Effekter på plantebiomasse finner vi primært høyt til fjells, hvor vegetasjonen fra før er sparsom.

**Figur 4.8.** Landsat TM satellittbilde over studieområdet. Bildet er tatt 27. juli 2000. Grønnfarge angir NDVI verdi (Normalized Differenced Vegetation Index). Denne indeksen angir fotosynteseaktiviteten, og dermed plantebiomassen. Legg merke til høyere NDVI i daler sammenlignet med fjellområdene



**Figur 4.9.** Sammenhengen mellom plantebiomasse indeksen (NDVI) og høyde over havet.



**Figur 4.10.** Forskjell i plantebiomasse (NDVI) mellom høytetthets og lavtetthetsdistrikter som funksjon av høyde over havet. NDVI er kontrollert for andre faktorer. Legg merke til at det først oppstår en forskjell på høyder over ca. 400 m, dvs. at det bare er til fjells at plantebiomassen er lavere i distrikter med høye enn lave tettheter av rein.

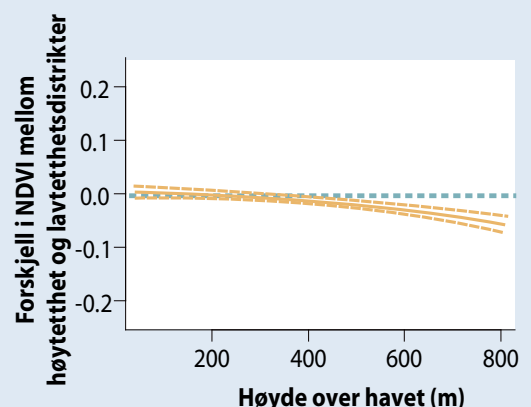




Foto: Duncan J. Halley, Jan Ove Gjershaug

# 5. Sau og fjelløkosystemet

Christina Skarpe, Shivcharn Dhillon, Jan Ove Gjershaug, Duncan J. Halley, Torgeir Nygård, Hans Christian Pedersen, Graciela Rusch og Frode Ødegård med bidrag av Eli Rudinow Sætnan og Una Ersdal.

*Store plantespisende dyr er ofte viktige komponenter i økosystemene. Sauens betydning for fjellflora og –fauna har blitt beskrevet på forskjellige måter. Mens noen hevder at sauen utarmer vegetasjonen og får den til å produsere giftstoffer slik at bestandene av hare, rype og lemmen går tilbake, mener andre at sauebeiting er den viktigste årsaken til stort arts mangfold og høy produktivitet i fjellet. Begge oppfatningene kan være riktige, fordi beiteeffekten varierer med beitetrykket og næringstilgangen.*

## Plantespisere og samspillet

Beitende dyr samspiller på mange måter med de andre delene av økosystemet. De påvirker vegetasjonen direkte ved at de fjerner plantemateriale, og indirekte ved at de påvirker de lokale næringsforholdene og endrer konkurranseforholdet plantene imellom. Tidligere var økosystemforskningen mest opptatt av det direkte ernæringsmessige (trofiske) samspillet, hvordan artenes forekomst ble regulert av næringstilgang og predasjon, hvordan de var avhengige av og påvirket hverandre i næringskjeder og –nett. Nå vet man imidlertid at det også er mange indirekte sammenhenger, som kan være viktige for hvordan et økosystem fungerer.

Planter reagerer på forskjellige måter på å bli beitet, både kjemisk og utseendemessig (morfologisk). Forandringer som følge av beiting på planter og vegetasjon, påvirker mengden og kvaliteten av strøfallet fra plantene. Dette forandrer nedbrytningen, og plantenes næringstilgang kan bli bedre

eller dårligere. Videre påvirker dette hvilke plantearter som blir vanligere, og hvilke som blir mer sjeldne. Som regel har rasktvoksende planter på næringsrike marker "råd" å bli spist, og de kan svare på beite med hurtig vekst og iblant, økt næringsinnhold. Slike planter er ofte gode beitearter, foretrukket av de fleste beitedyr.

Plantearter på næringsfattige marker vokser langsomt og har vanskeligere for å erstatte materialet som blir beitet. Disse har tilpasninger som hindrer beiting, og er ofte næringsfattige, smaker vondt og kan svare på beiting med forskjellige typer forsvær som giftproduksjon, pigger og tungfordøyelighet. Plantespisere som sau, hare, lemen, rype og insekter, kan reagere ulikt på plantenes forsvær, og gjennom sin virkning på plantene kan de indirekte påvirke hverandre på forskjellige måter. Videre er det slik at for små arter er vegetasjonen ikke bare mat, men også et sted de kan finne beskyttelse mot vær, vind og fiender. Vi har studert sauebeiting i fjellområder



Foto: Christina Skarpe

i nordvestre Forollhogna nasjonalpark (Figur 5.1). For å kartlegge sauens beitemønster brukte vi GPS telemetri som nøyaktig registrerer sauens bevegelser i tid og rom. Først undersøkte vi hvordan grunnforhold og samfunn av planter, insekter, småpattedyr, småfugl og rype varierte i landskapet mellom og innen fjellområdene. Deretter undersøkte vi nærmere de områdene som ble mye beitet av sau. Til slutt, for å se nærmere på årsaker og virkninger i de mønstrene som vi så, startet vi eksperimenter der vi varierte beite- og næringstilgang for vegetasjonen.

## Tre fjellområder

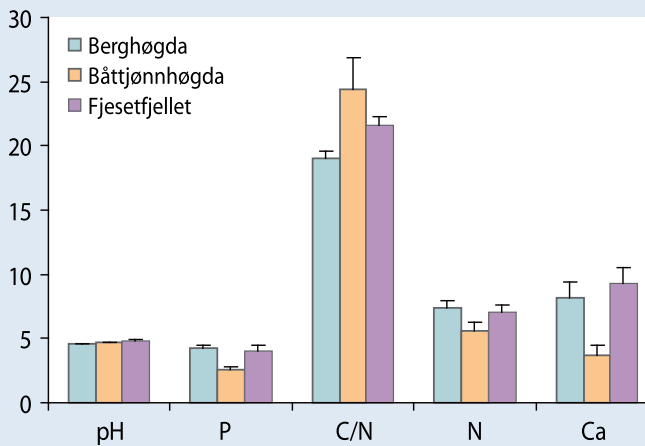
I 2001 og 2002 undersøkte vi om romlig variasjon i grunnforhold, sauebeiting og samfunn av planter, insekter, småpattedyr, småfugl og rype kan fortelle noe om sammenhenger i økosystemet, med spesiell vekt på sauebeitingen. I alt analyserte vi data fra 100 tilfeldig valgte punkter og linjetransekter i Fjesetfjellet, Øggja/Båttjønnhøgda, Berghøgda og for rype



**Figur 5.1.** Sau med telemetrihalsbånd sammen med sine lam. Foto: Torgeir Nygård.



**Figur 5.2.** Forollhogna nasjonalpark med de tre studieområdene Fjesetfjellet (F), Øggja/Båttjønnhøgda (O) og Berghøgda (B).



**Figur 5.3.** Surhetsgrad (pH), fosfor (P; mg/100g), C/N-forhold, nitrogen (N; (g/100g)\*10) og kalsium (Ca; (g/100g)/10) i jord fra Berghøgda, Båttjønnhøgda og Fjesetfjellet (middelverdi og standardavvik).

Middagskneppen (**Figur 5.2**). I hvert område undersøkte vi arealer på mellom 40 og 70 km<sup>2</sup>. Sautettheten på Båttjønnhøgda og Fjesetfjellet var ca 4 dyr pr km<sup>2</sup>, mens Berghøgda hadde ca 12 sau pr km<sup>2</sup>.

På hvert punkt analyserte vi dekning (%) av alle arter karplanter, strø fra planter, bar jord og stein samt moser og lav i prøveruter på 1m x 1m. Vi talte beitemerker av sau og insekter på karplantene, tok jordprøver, talte møkk av sau, hare og smågnagere,

satte to fallfeller for insekter og fem slagfeller for småpattedyr (3 netter). Prøvene viste dels at det var samvariasjon mellom de undersøkte faktorene, dels at det var få prøvepunkter som hadde stort artsmangfold og individrikedom av de forskjellige

organismegruppene. Samvariasjonen var uavhengig av avstanden mellom punktene.

### Jordanalyser

Jordanalysene viste store forskjeller både innen og mellom de tre områdene, men generelt var Båttjønnhøgda surest (lav pH) og fattigst (lite fosfor (P), nitrogen (N), kalsium (Ca) og høyt forhold mellom karbon og nitrogen (C/N), **Figur 5.3**).

### Vegetasjon

Om lag 80 % av prøvepunktene lå i lavhei, med reinlav og kvitkrull (**Figur 5.4**). Det var også lavt ris med krekling og dvergbjørk, og mindre områder med vierkratt samt gressdekkede snøleier (gulaks, urter og musøre, i våte partier dominerte ofte finnskjegg og sølvbunke).

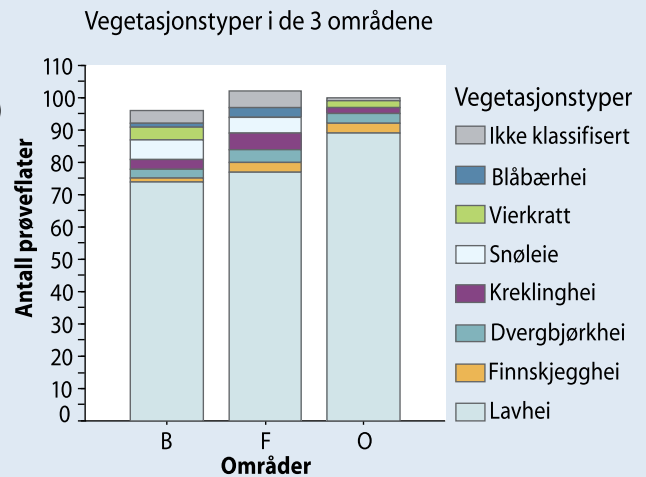
Båttjønnhøgda skilte seg ut fra de to andre områdene ved lav dekningsgrad av viktige beitearter som smyle, sølvbunke og musøre, og høy dekning av lite beitet gress som finnskjegg (**Figur 5.5**). Det var ingen forskjell mellom områdene når det gjaldt lite beitet ris av krekling, blokkebær og tyttebær.

### Insekter i fjellet

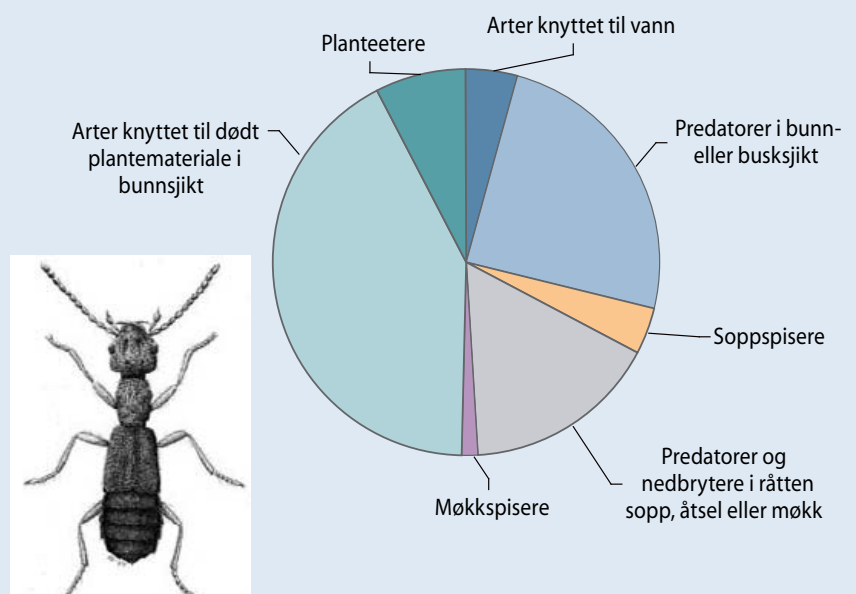
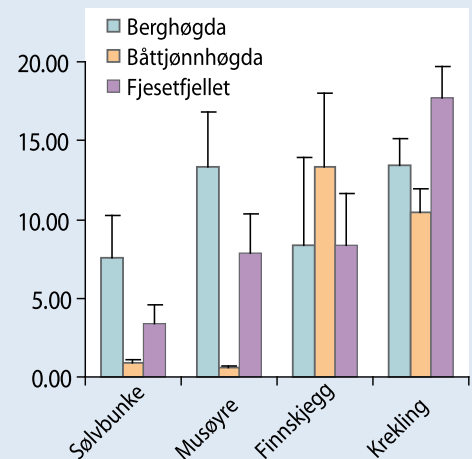
Av de mer enn 15 000 insektartene som er påvist i Norge, finnes sannsynligvis mindre enn 10% over skoggrensa. En stor andel (ca. 70%) av insektfaunaen i fjellet finnes også i lavlandet. Av de ekte fjellar-tenne er noen begrenset til fjellet i Nord-Norge, mens andre er videre utbredt. Insektfaunaen i fjellet domineres av de store insektordnene tovinger, biller og veps, men de fleste norske ordnene er representert. Mest påfallende er dominansen av tovinger og særlig ulike familier av mygg. Dette er i all hovedsak arter som er knyttet til ferskvann.

De viktigste økologiske insektgruppene i fjellet er rovdyr og nedbrytere (**Figur 5.6**). Blant nedbryterne er de som lever av dødt plantemateriale, som i likhet med rovinsektene, finnes nesten overalt. Mange

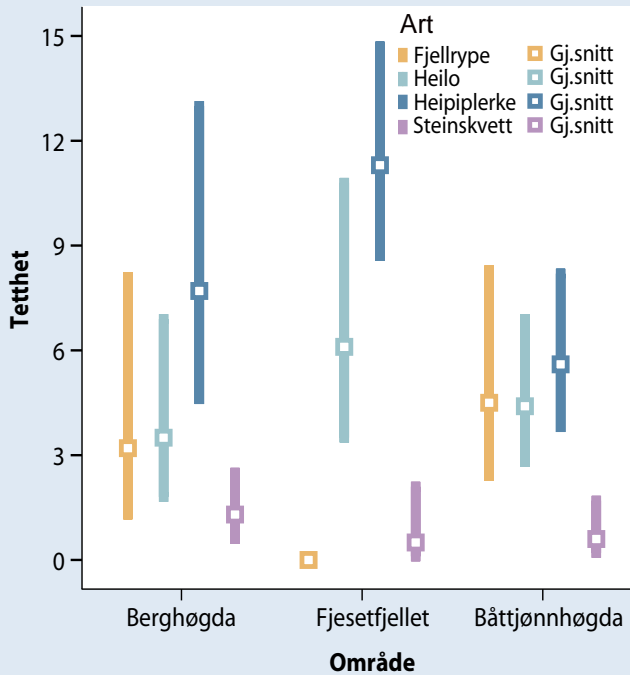
**Figur 5.4.** Vegetasjonstyper i, Berghøgda (B), Fjesetfjellet (F) og Båttjønnhøgda (O).



**Figur 5.5.** Beitehyppighet for de ofte beitede sølvbunke og musøre og de lite beitede finnskjegg og krekling i Berghøgda, Båttjønnhøgda og Fjesetfjellet (middelverdi og standardavvik).



**Figur 5.6.** Andelen økologiske typer av biller fanget i Båttjønnhøgda og Fjesetfjellet. Den vanlige nedbryter *Boreaphilus henningianus*, vist under, er knyttet til dødt plantemateriale i bunnsjiktet (tegning av Frode Ødegård).



**Figur 5.7.** Heipiplerke var antallsmessig dominerende fugleart på Berghøgda og Fjesetfjellet, mens Båttjønnhøgda hadde forholdsvis like tettheter av fjellrype, heilo og heipiplerke. Variasjonsbredden er gitt som 95% konfidensintervall.

arter har imidlertid preferanser mot tørre eller fuktige miljøer. En annen gruppe nedbrytere er knyttet til mer flekkvis fordelte ressurser som åtsler, møkk og råttan sopp. Planteetende insekter er betydelig mindre tallrike i fjellet enn i lavlandet, men noen kan forekomme i store mengder som fjellbloddråpesvermer og enkelte blad-biller knyttet til vierkratt. Det var større individrikdom og mangfold av insekter i Fjesetfjellet enn i Båttjønnhøgda, men det var ingen entydig forskjell mellom områdene i antall arter eller individer fra de forskjellige økologiske typene (planteetere, strøpsisere eller rovdyr).

### Fugl

Tettheten av fugl ble studert i Berghøgda, Båttjønnhøgda og Fjesetfjellet med linjetaksering etter et tilfeldig system av linjer i terrenget. Vi brukte de samme linjene som ved prøvepunktene. Heipiplerke var antallsmessig dominerende i alle områdene (Figur

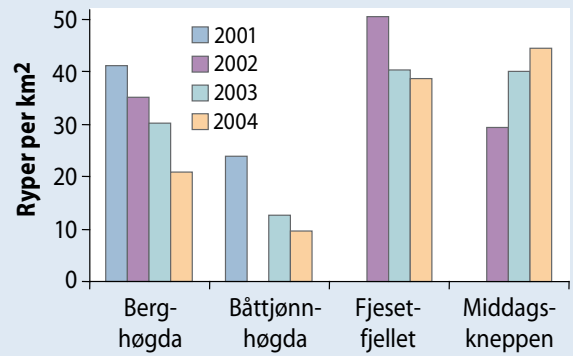
5.7). Tettheten var størst i Fjesetfjellet (11 territorier/km<sup>2</sup>) og Berghøgda (7,7 territorier/km<sup>2</sup>). I Båttjønnhøgda var det 5,6 territorier/km<sup>2</sup>. Heilo og fjellrype hadde 3-6 territorier/km<sup>2</sup>, og dernest kom løvsanger og steinskvett med tettheter på i overkant av 1 territorium/km<sup>2</sup>.

### Rype

Taksering av lirype ble gjennomført som linjetaksering med stående fuglehund. Det var forskjell mellom områdene i gjennomsnittlig tetthet av lirype (Figur 5.8), men ingen forskjell mellom år eller i gjennomsnittlig antall kyllinger per 2 fugler (mellom 5 og 6 i samtlige områder).

### Småpattedyr

Det var stor forekomst av lemen sommeren 2001. Vi fanget småpattedyr på 50 av prøvepunktene både på Berghøgda og Båttjønnhøgda. På Berghøgda ble det fanget 51 lemen og 11 andre smågnagere på



**Figure 5.8.** Tetthet av lirype (individ/km<sup>2</sup>) i fire fjellområder fra 2001 til 2004.

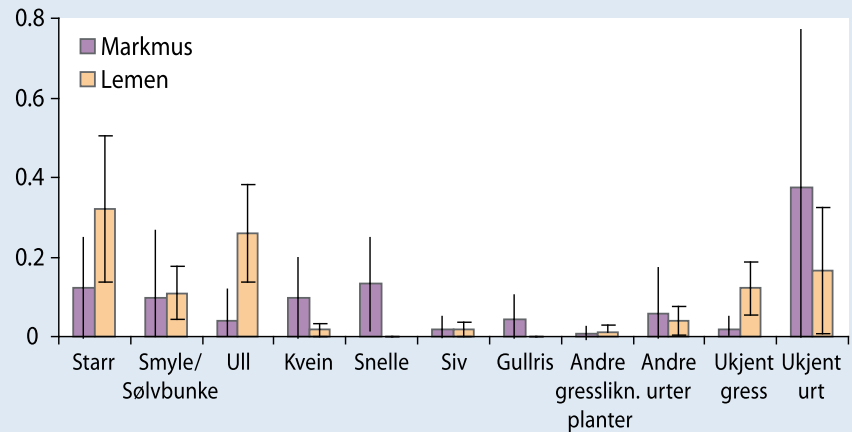
596 felledøgn, og på Båttjønnhøgda fanget vi 148 lemen og 2 andre smågnagere på 572 felledøgn.

Analysene viste at lemen foretrakk å spise gressplanter fremfor urter, mens markmus spiser begge deler (Figur 5.9). Det var store likheter i næringsvalg mellom lemen, markmus og sau.

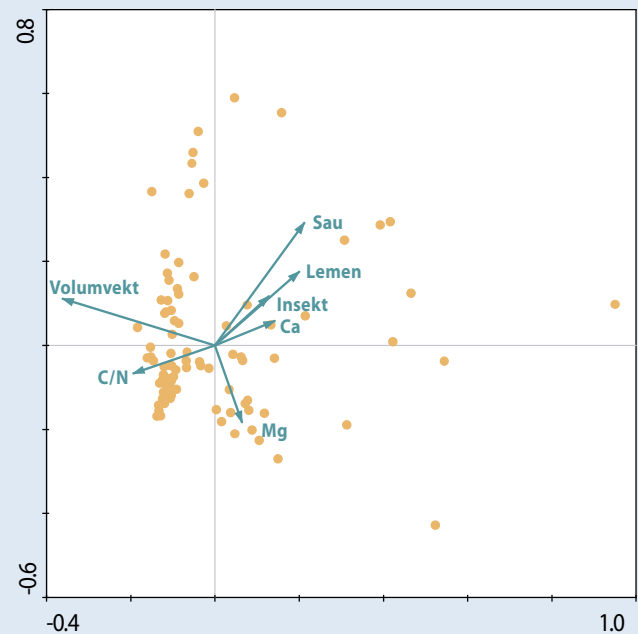
### Samvariasjon innen hvert fjellområde

Innen hvert fjellområde var det stor samvariasjon mellom de ulike faktorene som vi undersøkte. For eksempel var det samvariasjon mellom grunnforholdene og sammensetningen av vegetasjonen. Videre samvarierte vegetasjonen og bestandene av insekter og lemen. Figur 5.10 viser sammenhengen mellom de ulike variablene for Båttjønnhøgda ved bruk av en statistisk metode (ordinasjon). Prøvepunkter (svarte punkter på figuren) som ligger nær hverandre viser liknende vegetasjon. Punkter med lav- og rishei ligger nede til venstre på figuren. Disse punktene karakteriseres av jordarter med høyt C/N-forhold (det vil si liten tilgang på nitrogen). Prøvepunkter med gress- og urtedominert vegetasjon ligger oppe til høyre på figuren. De har jord med relativt høgt kalsiuminnhold (Ca), store art- og individantall av insekter og høy forekomst av ekskrementer fra sau og lemen.

**Figur 5.9.** Dietten til markmus (*Microtus*) og lemen (*Lemmus*) fra analyser av mageinnhold (middelverdi og standardavvik).



**Figur 5.10.** Ordinasjonsdiagram for vegetasjon (karplanter) i alle prøvepunktene i Båttjønnhøgda med miljøvariabler symbolisert som piler for volumvekt (vekt per volumenhet) av jord, C/N-forhold, kalsium (Ca) og magnesium (Mg) i jord, forekomst av ekskrementer av sau og lemen og artrittkedom av insekter.



### Stor forskjell mellom fjellområdene

Det var klare forskjeller mellom de tre fjellområdene. Båttjønnhøgda var mer næringsfattig og hadde lavere dekning av mange gode beiteplanter enn Berghøgda og Fjesetfjellet, men minst like stor dekning av mange lite beiteplanter som vintergrønn lyng. Også insektsfaunaen var fattigere og tettheten av insektspisende fugl og lirype var lavere på Båttjønnhøgda enn på Berghøgda. Lemmen viste imidlertid motsatt tendens med nær tre ganger så stor fangst per felledøgn på Båttjønnhøgda (26%) som på Berghøgda (9%).

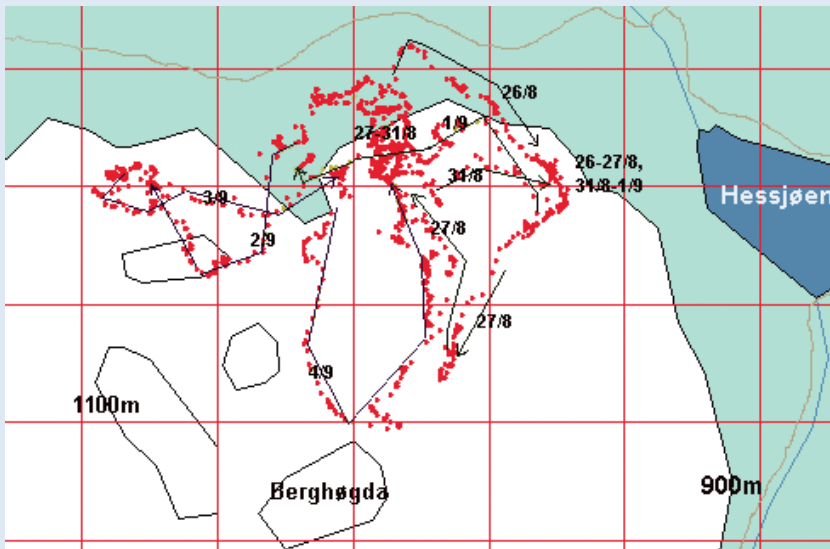
### Hvor beiter sauen?

Sauens beiteområde ble kartlagt med GPS-telemetri og visuelle observasjoner. I to av områdene, Berghøgda og Båttjønnhøgda, utstyrte vi søyer med GPS-halsbånd i beitesesongen 2002-04.

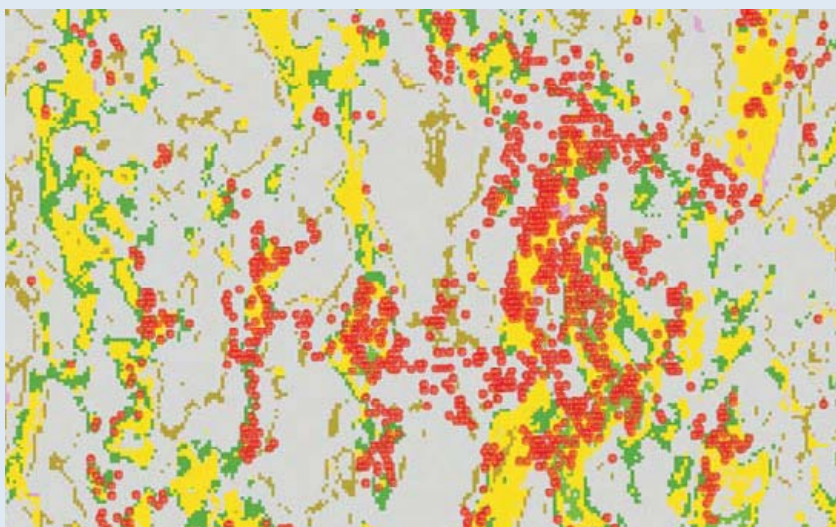
Gjennomsnittlig hvilte sauene seg eller tygde drøv 40% av døgnet, beitet 47% av døgnet, og gikk 13% av døgnet. Aktivitetsmønsteret varierte lite mellom beiteområder og gjennom beitesesongen. Døgnrytmen var også stabil. Fra klokken 22.00-03.00 var sauene stort sett hvi-

lende/drøvtyggende; fra 03.00 økt beiting raskt. Beiting blandet med perioder av hviling/drøvtygging dominerte gjennom dagen fram til ca. 22.00. Det var ikke noe klart skille mellom beiteperioder og hvile/tyggeperioder utover dagen, men det var en svak tendens til at beitingen var vanligst klokken 1400. Dyrene beveget seg mest rundt kl. 08 og kl. 17.

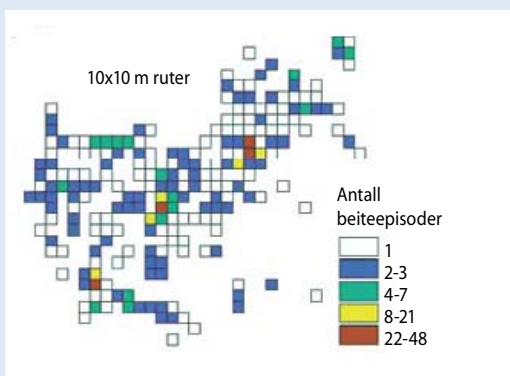
Det var ingen tendens til at sauene pendlet mellom beiteområder og hvileområder. Vanligvis hvilte de seg i beiteområdet, og de var ofte i samme beiteområde flere



**Figur 5.11.** Typisk vandringmønster hos en sau på beite, 26. august – 4. september 2002.



**Figur 5.12.** Forenklet habitatkart som viser GPS posisjoner for beitende sau. Posisjoner er gitt med 6,5m radius (95% av ekte posisjoner ligger innen 6,5m av GPS posisjonen.) Grønt = vier; gult = gress/urte-dominert vegetasjon; grått = lavhei



**Figur 5.13.** Eksempel på variasjon i antall telemetriposisjoner for beite. Hver rute er 10m x10m. Antall beiteposisjoner innen hver rute er markert med fargekode; ruter uten noen beiteposisjon er ikke markerte. Figuren viser ett mønster av meget intens beiting på små flekker i terrenget.

dager før de plutselig beveget seg til et nytt beiteområde, fra noen hundre meter til flere km borte (Figur 5.11).

Sauene konsentrerte beitingen om gress/urte/musøre-dominert vegetasjon, ofte seint framsmeltede områder (snøleier), og de unngikk lav- og buskdominerte områder (Figur 5.12). Beiteintensiteten var ujevn med prefererte områder der beiteintensiteten var mye høyere, typisk 10-30 ganger høyere enn gjennomsnittet for områdene der beitingen foregikk (Figur 5.13).

### Hvordan ser det ut der sauen beiter?

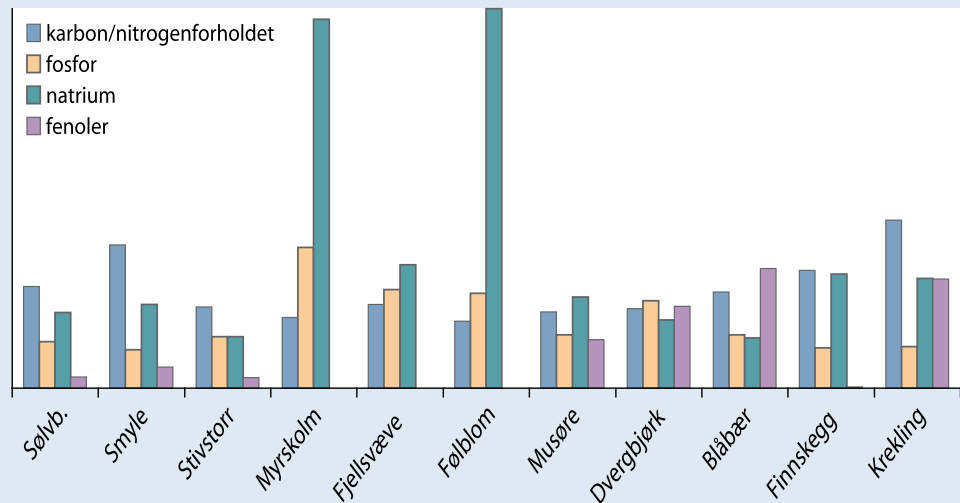
Beitepresset varierte mellom områdene og var mest forskjellig mellom Båttjønnhøgda (ca. 4 sau/km<sup>2</sup>) og Berghøgda (ca. 12 sau/km<sup>2</sup>). I disse to områdene valgte vi prøveruter på 50 m x 50 m, 9 ruter ble lagt ut i Båttjønnhøgda og 11 i Berghøgda. Alle områdene med intens beiting hadde gress/urt/musøre-dominert vegetasjon, de fleste i nord- eller østhellende skråninger. Alle er seint framsmeltet og ofte kunne de klassifiseres som snøleier.

### Vegetasjon og beite

Det var sammenheng mellom saubeitingen og vegetasjonen i ulike romslige skalaer. Gress som sølvbunke, gulaks og smyle, mange forskjellige urter samt musøre ble hardest beitet, og sauen viste preferanse for flere av dem. I Figur 5.14 er de 6 artene til venstre preferert av sauen, og de 4 artene til høyre er ikke preferert. Musøre etes mye selv om det ikke var noen klar preferanse av arten. Dette kan skyldes at bitemerkene var vanskelige å oppdage slik at beiting kan ha blitt oversett. Noen av de prefererte artene har høgt innhold av natrium (Na), som iblant er ettertraktet. Flere av de ikke-prefererte artene inneholder mye fenoler, en stoffgruppe som ofte har frastøtende effekt på beitende dyr. Det var liten forskjell på fosfor-innholdet (P) og forholdet mellom karbon/nitrogen-innholdet for prefererte og ikke-prefererte beitearter.



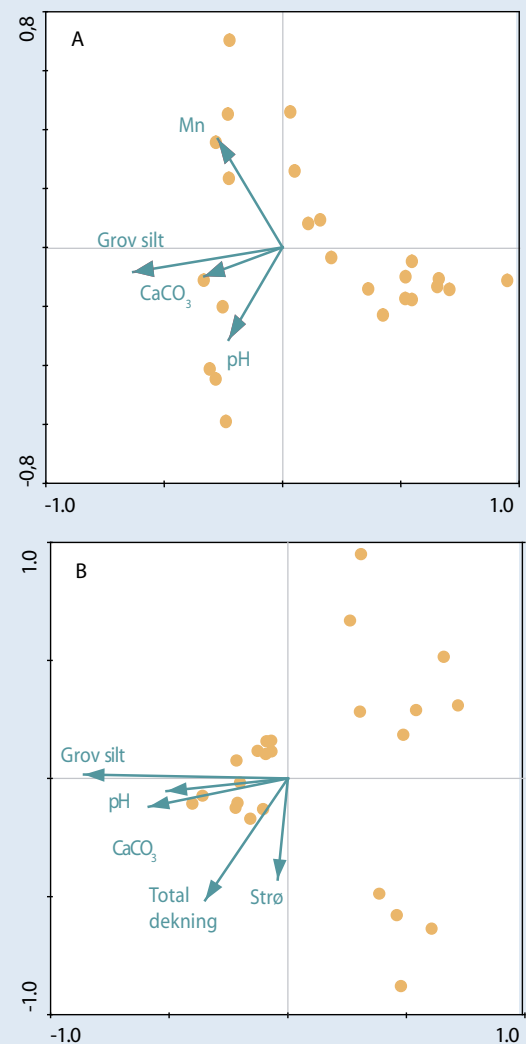
**Figur 5.14.** Relativt innhold av fosfor (P), natrium (Na), fenoler (Tot phen) og karbon/nitrogenforholdet (C/N) i blad av 6 prefererte arter: sølvbunke, smyle, stivstarr, myrskolm, fjellsvæve og følblom, fire ikke-prefererte arter, dvergbjørk, blåbær, finnskegg, krekling og musøre. Vi mangler data for konsentrasjonen av fenoler i myrskolm, fjellsvæve og følblom. Skalaen for de forskjellige emnene i figuren varierer og kan bare brukes for å sammenligne artene innbyrdes.

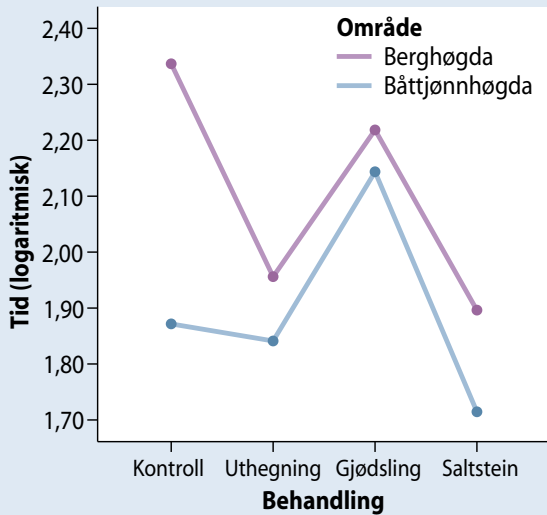


### Samvariasjon i i småskalaruter

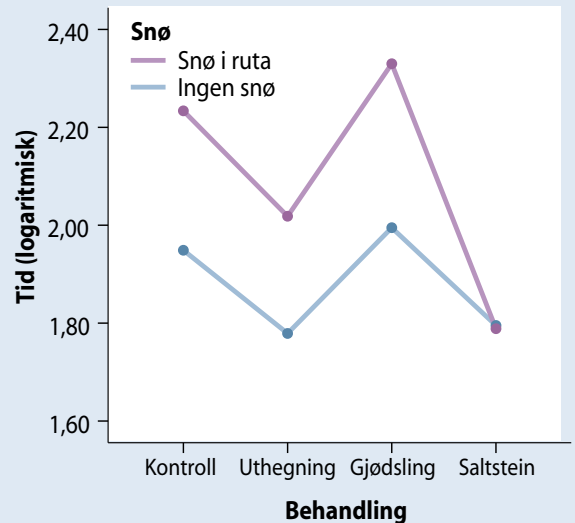
I hver storruete valgte vi to 1x1 m store ruter, en med intens beiting og en som var lite beitet, der vi tok jordprøver og fanget insekter med fallfeller. Også her var det sammenheng mellom vegetasjon, jordbunnsforhold og insektfauna, men vi fant ingen sammenheng med beitetrykket. For vegetasjonen var forekomsten av grov silt viktigst, men også konsentrasjonen av kalsiumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ), mangan (Mn) og jordens surhet (pH) hadde innvirkning. I **Figur 5.15A** vises smårutene som punkter, de som ligger i nærheten av hverandre i ordinasjonsdiagrammet har liknende vegetasjonssammensetning. Noen viktige miljøvariabler er inkludert, og øker i betydning i pilenes retning. **Figur 5.15B** viser tilsvarende ordinasjonsdiagram for insekter. Flere av smårutene har lignende posisjon i de to diagrammene, hvilket viser at det er overensstemmelse mellom plantesamfunn og insektsamfunn. Dette indikeres også av at delvis samme miljøfaktorer er viktige for insekts- og plantesamfunn. For insektene kan dette skyldes enten en direkte eller en indirekte innvirkning via vegetasjonen. I tillegg er vegetasjonens dekning, og mengden strø vesentlig for insektsamfunnene. Somrene 2002 og 2003 var det for lite

**Figur 5.15.** Ordinasjon av (A) plantesamfunn og (B) insektsamfunn. Betydningen av miljøvariabler øker i pilenes retning. Jordbunnsvariablene er grov silt, kalsiumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ), mangan (Mn), surhet (pH, surheten avtar i pilens retning), og total dekning av karplanter og dekning av strø.





**Figur 5.16.** Tid til matsøk hos fugler (alle artene samlet) i ruter med forskjellig behandling i Båttjønnhøgda og Berghøgda 2004.



**Figur 5.17.** Tid til matsøk (alle arter tilsammen) i ruter med og uten snø i Båttjønnhøgda og Berghøgda 2004.

smågnagere til at disse kunne inkluderes i beregningene. Vi fanget imidlertid 19 spissmus (*Sorex araneus*), 14 av disse i relativt hardt beitede områder.

### Bestemmer saubeitet økosystemet eller økosystemet saubeitet?

Vi fant sammenheng mellom saubeite, ulike organismegrupper og jordbunnsforhold i forskjellige romlige skalaer, men kan ikke fastslå årsaken til samvariasjonen. For å studere dette brukte vi eksperimenter i 50 m x 50 m store ruter. Rutene ble tilfeldig fordelt på 4 forskjellige behandlinger:

- Gjødsling (NPK; økt resurstilgang)
- Økt beitepress (sau lokkes til området med saltstein, som plasseres nedenfor ruten)
- Kontroll (ingen behandling, normalt beitepress)
- Uten beite (flaten inngjerdet)

Slike eksperimenter er tidkrevende, og det vil ta flere år før vi får alle svar fra forsøket.

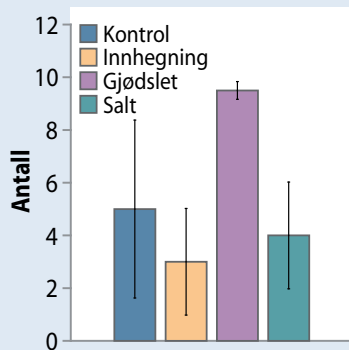
### Småfugl

Både i 2003 og 2004 undersøkte vi fugleaktiviteten i eksperimentrutene med de fire behandlingene. Området (Berghøgda var rikere enn Båttjønnhøgda) betydde mest for hvor mye tid småfuglene brukte i ruten, deretter om det lå snø der og hvilken behandling området hadde fått (Figur 5.16). Gjødsling ga høyere fugletettheter enn inngjerding og utlegging av saltstein.

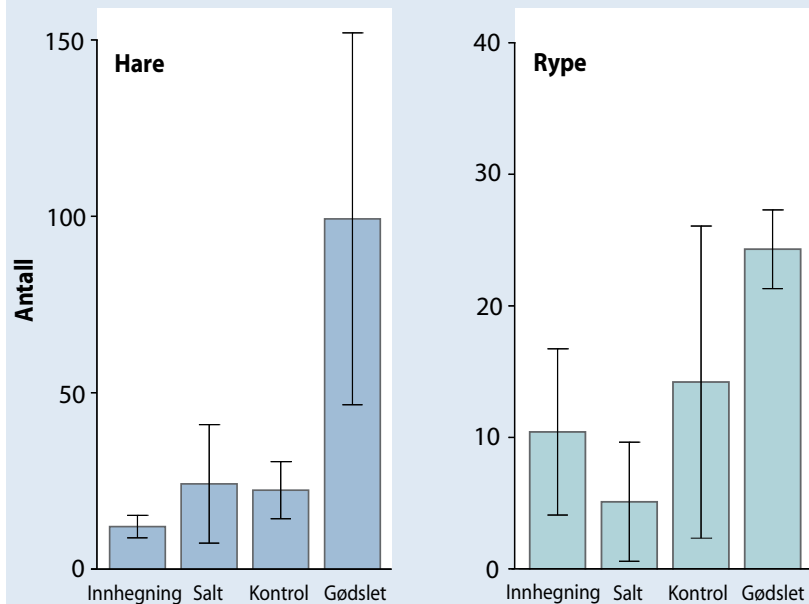
Nærvær av snø influerte på resultatene (Figur 5.17). Fuglene plukket ofte insekter på snøen eller i snøkanten. Dette var som regel stankelbein som grunnet nedkjøling var døde eller immobile, og dermed lette å fange. Snøleiene ser ut til å virke som kuldefeller for disse insektene, og vil derfor fungere som et viktig matlager, eller "kjøleskap" for fuglene.

Den tiden heipiplerke og steinskvett brukte til matsøk i rutene, samvarierte positivt med mengden løpebiller og snutebiller som ble fanget i insektfellene før behandlingene. Dess mer biller, dess mer tid brukte heipiplerke og steinskvett til næringsøk i ruta. Løpebiller er rovdyr og lever av andre insekter. Etter som det var tydelig at fuglene i hovedsak fanget stankelbein, kan muligens løpebillene indikere mengden av andre insekter (f.eks. stankelbein), som i sin tur kan være mat for fuglene. Videre var det positiv samvariasjon mellom hyppigheten av beitende sau i ruta, og den tiden heipiplerke og steinskvett brukte der.

Tidsbruket til næringsøk varierte negativt med dekningsgraden til lav og positivt med mengden strøfall. Strøfall er gunstig for insekter, mens stort lavdekke er assosiert med lite insekter.



**Figur 5.18.** Antall markmus fanget i rute med forskjellig behandling sommeren 2004 (gjennomsnittlig fangst per rute).



**Figur 5.19.** Antall hareekskremer og hauger med rype-ekskremer i ruter med forskjellig behandling i Berghøgda og Båttjønnhøgda.

### Småpattedyr

Sommeren 2004 var det noe markmus i fjellet, men ikke lemen. Vi fanget 43 markmus, de fleste (19 dyr) i gjødslede felt (Figur 5.18).

### Rype og hare fra telling i ekskrementer

Ekskrementhauger for fjell- og lirype og enkelt-ekskremer av hare ble talt i eksperimentrutene. I motsetning til resultatene fra linjetakseringene, var både hare- og rypeekskremer hyppigere i Båttjønnhøgda enn i Berghøgda, og i Båttjønnhøgda var hareekskremer vanligere i gjødslede ruter enn i kontroll og inngjerdede ruter (Figur 5.19).

### Konklusjon

Mange forskjellige økologiske faktorer samvarierer på forskjellige skaler: mellom fjellmassiv, over landskap på 50-70 km<sup>2</sup>, og innen prøveruter på 50 m x 50 m. I mange tilfeller samvarierer de forskjellige variablene med saubeitbeitingen, men det er uklart hvilken rolle sauene har i dette økologiske samspill.

### Takk

Vi gir honnør til mange studenter og frivillige som har deltatt i feltarbeidet, til Peder Skogaas og saubønder som har hjulpet oss på mange måter: Inge Morken, John I. Trøen, Jon J. Trøen, Bjørn Tamlag og Jon Larstuvold.



Foto: John D. C. Linnell og Lars Gangås

# 6. Hvilke konsekvenser har økende bestander av ulv og gaupe for bærekraftig bruk av hjorteviltressursene?

John D. C. Linnell, Erling J. Solberg, Hans Chr. Pedersen, Reidar Andersen, John Odden, Henrik Andrén, Olof Liberg, Håkan Sand, Petter Wabakken og Olav Hjeljord

*Ulv og gaupe er igjen å finne i det boreale barskogssystemet i Skandinavia. Dette gir nye utfordringer når strategier for bærekraftig høsting av hjorteviltet skal utformes. Forskning utført i de sørøstlige deler av Norge og tilgrensende områder i Sverige gir data som kan hjelpe forvaltere til å justere for tilstedeværelsen av store rovdyr.*

## Vi har opprettholdt en kunstig virkelighet

Prinsippet om bærekraftig forvaltning av våre naturressurser har blitt fast forankret i norsk forvaltningspolitikk de siste tiårene. Store ressurser er investert i utvikling av teori og innsamling av empiriske data, men fremdeles er det store problemer knyttet til arbeidet med å oppnå en bærekraftig forvaltning. I motsetning til problemene med bærekraftig høsting av fiskeriressursene, synes vår høsting av tømmer og hjortedyrbestander å ha lyktes i større grad. Høsting av elg, hjort og rådyr i Skandinavia har aldri vært på et høyere nivå enn på 1990-tallet. Jakta gir en betydelig økonomisk gevinst for grunneiernes, og er viktig rekreasjon for mange jegere. På overflaten synes dette å være et klassisk eksempel på bærekraftig høsting, i hvert fall hvis man ser på antall høstede individer eller antall kubikkmeter tømmer som er tatt ut. Men ser vi nærmere på de svært tette bestandene av hjortevilt, vil en oppdage at årsakene til bestandssituasjonen er sammensatt. Den

henger sammen med menneskeskapte forandringer i skogen, skjev avskytning, og få eller ingen store rovdyr. Tilsvarende medfører vår moderne skogbrukspraksis at skogbranner holdes i sjakk, mens skogen gradvis omformes til et lappeteppes av bestander av samme art og alder. Selv om man har en bærekraftig høsting av enkeltarter, kan man derfor stille spørsmål om økosystemforvaltningen er bærekraftig.

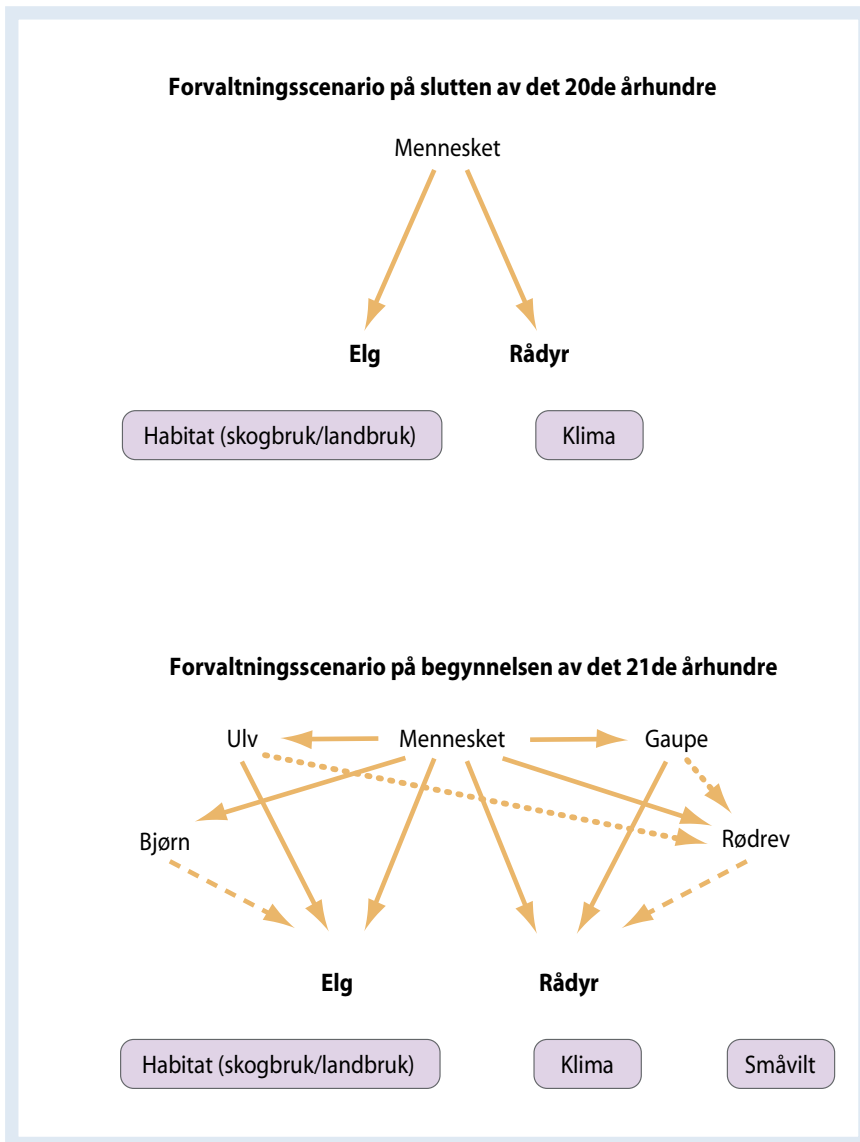
Forskning og forvaltning har de siste 20-30 åra prøvd å forstå og opprettholde økosystemer med mye trefiber og klauvilt. For eksempel har en rekke studier fokusert på bestandsdynamikken til hjortevilt i forhold til mattilgang, klima, tetthet og jakt. Selv med bakgrunn i disse studiene har det imidlertid vært vanskelig å forhindre stor variasjon i tetthet av mange høstede bestander, enten på grunn av biologiske prosesser eller tidsforsinkelser i forvaltningssystemet.



Foto: Lars Gangås

## Ny virkelighet, nye utfordringer og nye behov for informasjon

I løpet av 1980- og 90-tallet skjedde det store forandringer i det sørskandinaviske økosystemet. Alle de fire store roviltartene jerv, gaupe, bjørn og ulv reetablerte reproduserende bestander. Etter en 20 år lang skabbepidemi, økte i tillegg bestanden av rødrev, som er en viktig predator på rådyrkje. Viltforvalterne måtte derfor i økende grad forholde seg til en situasjon der mennesket ikke lenger var det eneste rovdyret. Tvert imot har vi nå et økosystem bestående av mange byttedyr og flere predatorer, der interaksjonene ikke kun avgrenses til predasjon fra store rovdyr på hjortevilt, men også inkluderer predasjon fra store rovdyr på mindre rovdyr (**Figur 6.1**). Sannsynligvis vil byttedyras atferd endre seg gradvis som følge av økt predasjonsrisiko, hvilket ytterligere vil komplisere vår forståelse av økosystemet. Innen fiskeribiologien er erfaringen at predasjon ofte kompliserer høstingsmodellene, og det er



**Figur 6.1.** Endringer i kompleksiteten i økosystemet de siste 20 årene. Heltrukne linjer indikerer predasjon eller høsting av alle aldersklasser, stiplet linje indikerer at predasjon i hovedsak er fokusert på juvenile aldersklasser, småprikkede linjer referer til "intra-guild interaksjoner". Faktorene i boksene er bakgrunnsprosesser som kan modulere enten den indre dynamikken i bestand eller styrken på interaksjonene.

sannsynlig at predasjon i terrestriske systemer vil ha en tilsvarende effekt. I dette SIP-prosjektet har vi innsamlet data som kan øke vår forståelse av hvordan store rovdyr påvirker vår høsting av hjortevilt (Faktaboks 6.1).

### Gaupe og rådyr – hva spiser gaupa?

Gaupas diett består hovedsakelig av hjortedyr, der disse er tilgjengelige (se Faktaboks 6.2). I Øst-Finland og Sibir finnes det imidlertid områder der gaupa lever av småvilt. Også de tre andre gaupeslagene, iberisk gaupe i Spania og Portugal, canadagaupe og bobcat i Nord-Amerika, eter småvilt, mest hare og kanin. Data innsamlet i de sørlige delene av Skandinavia de siste 10-

15 åra viser at rådyr er det klart viktigste byttedyret til gaupa, selv om det er funnet et stort utvalg av både storvilt og småvilt i dietten (til sammen 19 ulike arter). Selv i Østerdalen med svært lave tettheter av rådyr, utgjør rådyr mer enn 80 % av kjøttinntaket vinterstid og mer enn 60 % av kjøttinntaket om sommeren. I tillegg til rådyr har vi funnet enkelte elgkalver, villrein (åringer og kalver) og hjort (åringer og kalver) som er slått av gaupa. Sommerstid tar gaupa også en del sau, men på grunn av lav kadaver-utnyttelse utgjør dette bare 20 % av kjøttinntaket. I Nord-Skandinavia består dietten av tamrein, i tillegg til småvilt. Forskingen i Sør-Skandinavia har først og fremst fokusert på gaupas virkning på rådyrbestanden.

Et rådyr dekker matbehovet for flere dager, og våre studier viser at gaupa nesten alltid returnerer til det drepte byttet inntil > 90 % av kjøttet er spist. Dette kan ta fra 1 til 11 døgn (gjennomsnitt = 4 døgn), avhengig av alder og kjønn på både gaupa og rådyr. Hanngauper og familiegupper bruker kortere tid pr kadaver enn enslige hunner og ettåringer, og rådyrkje fortæres raskere enn voksne rådyr. Den eneste faktoren som påvirker utnyttingsgraden negativt er forstyrrelse fra mennesker.

I motsetning til jegere, som ofte velger voksne rådyrbukker, velger gaupa rådyr tilfeldig fra bestanden. Av 151 rådyr drept av gaupa i Østerdalen var 24 % voksne bukker, 44 % voksne geiter og 32 % kje.

**Faktaboks 6.1****STUDERE PREDASJON**

Å studere effektene av predasjon på hjortevilt er aldri enkelt, og ingen enkel metode vil gi helt klare svar. Vi har undersøkt predasjonseffektene ved å studere både rovdyr og byttedyr. Vi har innsamlet data for predasjonstakt hos ulv og gaupe ved å følge radiomerkede individer intensivt ved hjelp av konvensjonelle VHF radiosendere eller ved bruk av GPS teknologi. Fra data på forflytning kan man så identifisere områder der dyret har oppholdt seg over lenger tid eller ved flere anledninger ("clusters"). Clusters er gjerne assosiert med et byttedyr, og i felt sjekker vi hvilken art som er drept, og hvis mulig, byttedyrets kjønn, alder og kondisjon. I perioden 1995-2005 fulgte vi 68 forskjellige gauper med radiosender i Sørøst-Norge, og fra 2000-2005 er totalt 69 sør-skandinaviske ulver merket og fulgt. For radiomerket rådyr og elg har vi innsamlet opplysninger om dødelighetsrater og dødsårsaker. Totalt er 328 rådyr av alle kjønn og aldre, inklusivt nyfødte kalver, fulgt i Sørøst-Norge. For elg er ca 160 voksne dyr merket, mest kuer. Dette har også gitt oss mulighet til å beregne antallet nyfødte kalver og antallet kalver som overlever den første sommeren og vinteren.

**Faktaboks 6.2****NOEN NØKKELBEGREP OM PREDASJON**

Det er 3 viktige element vi trenger data på for å forstå hvordan rovdyr påvirker et byttedyr:

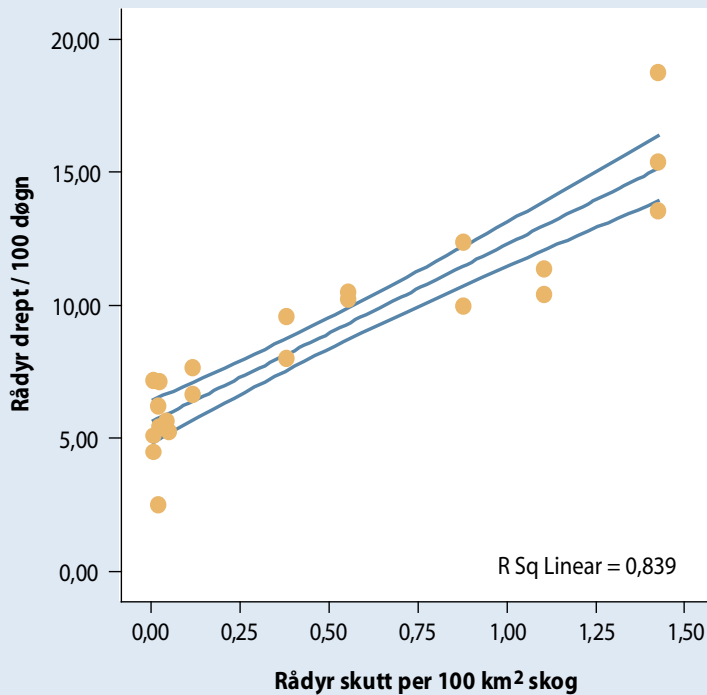
*Hva de spiser = dietten. Først må vi vite hva de spiser, hvor mye hvert enkelt byttedyr utgjør i dietten og hvilken alder og kjønn som er mest dominerende.*

*Hvor ofte de dreper i forhold til byttedyrtettheten = funksjonell respons. Antall byttedyr tatt per tidsenhet kalles predasjonstakt. Ved lave byttedyrtettheter øker predasjonstakten med økende byttedyrtetthet fordi det blir enklere for rovdyret å finne byttedyr, når det blir flere av dem. Når byttedyrtettheten øker, vil predasjonstakten etter hvert flate ut fordi et rovdyr ikke kan utnytte et uendelig antall byttedyr. Endringen i predasjonstakten med økende byttedyrtetthet, kalles rovdyrets funksjonelle respons. Den nøyaktige formen på den funksjonelle responskurven kan variere. Ved lave tettheter av en byttedyrart kan rovdyret for eksempel oppgi søket etter denne arten og starte søk etter andre alternative arter ('switching' = veksling mellom byttedyr).*

*Effekten av byttedyrtetthet på antallet rovdyr = numerisk respons. Over tid øker gjerne antall rovdyr med tettheten av byttedyr inntil et visst metningspunkt. Dette vil i sin tur medføre økende predasjon. Dette kalles predatorens antallsmessige eller numeriske respons. For å forstå den numeriske responsen må vi finne ut hvordan reproduksjons- og dødelighetsratene hos rovdyret endrer seg med tettheten av byttedyr.*

*Predasjon kan være additiv eller kompensatorisk i forhold til annen dødelighet. Additiv predasjon er dødelighet som følge av predasjon som kommer i tillegg til annen type dødelighet (jakt og irregulær avgang). Kompensatorisk predasjon er dødelighet som følge av predasjon som helt eller delvis erstatter annen dødelighet, som for eksempel når rovdyr helt eller delvis tar svake dyr som uansett ville dø av sult eller sykdom. Teoretisk sett kan predasjonen være uten effekt på en reproduserende byttedyrbestand fordi rovdyret utelukkende dreper dyr som ikke under noen omstendighet ville ha overlevd og/eller reprodusert. Additiv predasjon vil ha større effekt på en byttedyrbestand enn kompensatorisk predasjon.*

*Kompensatorisk fruktbarhet kan inntre når byttedyrarter som investerer mye ressurser i avkommet etter fødsel, for eksempel i form av melk, mister avkommet rett etter fødsel som følge av predasjon. Ubenyttede ressursene (melk) kan da benyttes til å øke reproduksjonen året etter. I likhet med kompensatorisk dødelighet vil kompensatorisk fruktbarhet redusere effekten av predasjon på en byttedyrbestand.*



**Figur 6.2.** Sammenhengen mellom hvor ofte hanngauper dreper rådyr og tettheten av rådyr i Sørøst-Norge. Drapsratene er her uttrykt som antall rådyr drept per 100 døgn.

Vi fant heller ikke at gaupa selekterer dyr i spesielt dårlig kondisjon. Gaupas predasjon ser derfor ut til å følge et mønster som er typisk for "snikjegere". Disse har få muligheter for å plukke ut spesielt svake eller syke dyr, i motsetning til rovdyr som jager byttedyr over lengre avstander og således kan "vurdere" det enkelte dyrs kondisjon. Fordi jegere og store rovdyr velger forskjellige kjønns- og aldersgrupper av rådyr, vil effekten på rådyrbestanden variere med hvilke av dem som i størst grad forårsaker dødelighet i rådyrbestanden.

### Gaupe og rådyr – hvor ofte dreper gaupa rådyr?

Våre studier viser at gaupa er en svært effektiv jeger. Hele 2 av 3 jaktforsøk på rådyr er vellykkete. Hunngauper med unger er mest effektive med en suksessrate på hele 86 %. Dette reflekteres også av hvor ofte de dreper rådyr (predasjonstakten, **Fakta 6.2**). Vi har studert gauper og rådyr langs en gradient fra kulturlandskapet i Østfold/Akershus med tette bestander av rådyr, til de store barskogsområdene

i Østerdalen, med svært lave bestander av rådyr (mye mindre enn 1 rådyr/km<sup>2</sup>). Predasjonstakten varierer med tetthet av rådyr og gaupas kjønn og reproduktive status (**Figur 6.2**). I Østerdalen dreper ei hunngaupe med unger i gjennomsnitt 31 rådyr i året, mens en hanngaupe dreper 21 rådyr. Til sammenligning dreper ei hunngaupe med unger i Akershus 64 rådyr i året, mens en hann dreper 44. Predasjonstakten varierer altså kun med en faktor på 2 til tross for at tettheten av rådyr varierer med en faktor på mer enn 30 mellom de to områdene. Gaupa klarer således å opprettholde en relativt høy predasjonstakt selv ved lave rådyr-tettheter. Dette betyr at gaupas effekt på lokale rådyrbestander kan være høy i områder med lav tetthet og lav tilvekst av rådyr. Der kan gaupa ta hele tilveksten av rådyr selv om tettheten av gaupe er lav, og hele det jaktbare overskuddet forsvinner. På den andre siden vil effekten av gaupas predasjon være relativt lav i områder med høye tettheter av rådyr.

Dette mønsteret bekreftes av data på dødelighet hos radiomerkede rådyr. Gaupa dreper 5-10 % av rådyra hvert år i de "rådyrtette" områdene i Østfold/Akershus (23 % av all dødelighet). Dette står i sterk kontrast til i Østerdalen, der 20-30% av rådyra ble tatt av gaupe hvert år (55 % av all dødelighet). Interessant nok er den årlige dødeligheten hos voksne rådyr ganske lik mellom de to studieområdene, ca 40 %. Vi ser imidlertid store forskjeller i fordelingen av dødsårsakene. Gaupe er den klart viktigste dødsårsaken for rådyr i Østerdalen, mens i Østfold / Akershus er jakt, påkjørsler, ulykker og predasjon fra hund viktige dødsårsaker i tillegg til gaupa.

### La oss ikke glemme reven

Dataene presentert over gjelder bare rådyr eldre enn 6 måneder. For yngre rådyr er situasjonen annerledes i det rødrev står for over halvparten av dødeligheten på disse i våre studieområder. Gaupe, hunder, forhøstere og diverse ulykker står for resten. Kjeene i Østfold/Akershus er mer utsatt for predasjon fra rev (41 %) sam-



menliknet med i Østerdalen (20 %). Dette skyldes den langt høyere tettheten av rev i kulturlandskapet i Østfold/Akershus enn i Østerdalen.

### Hva forklarer tettheten av gaupe?

Telemetridata viser at gaupene i Østfold/Akershus benytter mindre leveområder enn gaupene i Østerdalen (600 mot 900 km<sup>2</sup> for hanner, og 330 mot 630 km<sup>2</sup> for hunner). Gaupetettheten er imidlertid bare delvis bestemt av miljøfaktorer som tetthet av rådyr. De viktigste dødsårsakene hos gaupe er kvotejakt, illegal jakt og påkjørsler. Samlet sett er dødeligheten fra jakt så høy at det forhindrer videre vekst i gaupebestanden i våre studieområder. Fordi Stortinget har satt klare bestandsmål for gaupe, er det jakt og ikke mattilfanget som avgjør gaupetettheten i et område. Av samme grunn er betydningen av gaupa på byttedyrbestandene først og fremst en følge av størrelsen på predasjonstakten og den lokale byttedyrtettheten (funksjonell respons, **Faktaboks 6.2**) og ikke gaupas reproduksjonstakt i forhold til byttedyrtetthet (numerisk respons).

### Ulven og dens byttedyr i Skandinavia

Ulvens diett avhenger av hva som er tilgjengelig, idet arten kan ete alt fra søppel og mindre pattedyr til elg og bison. I enkelte områder der bestanden av naturlige byttedyr er lav, vil også bufe kunne utgjøre en stor del av mattilfanget. I størstedelen av utbredelsesområdet utgjør viltlevende klauvvilt basisføden. I Skandinavia utgjør elg den desidert største andelen av konsumert føde (95 %) etterfulgt av rådyr og små pattedyr som grevling, bever, hare, smånagere og fugl. Hjort og villrein utgjør bare en meget liten del av dietten til ulven i Skandinavia. Dette skyldes mest at artene har lite overlappende leveområde.

Ulven er langt mer selektiv i hvilke elg som drepes enn skandinaviske elgjegere. Av 209 elg som ble drept av radiomerkede ulver, var

hele 80 % enten kalver (64 %) eller åringer (16 %), mens 11 % var fra de eldste aldersgruppene (hovedsakelig elgkyr). De resterende 9 % var fullvoksne elger i sin beste alder (2-11 år), hvilket er vesentlig lavere enn andelen av samme aldersgruppe i elgbestandene og i jaktuttaket. Skandinavisk ulv foretrekker således elgkalver fremfor eldre dyr og elgkyr fremfor okser. Et tilsvarende predasjonsmønster for ulven er funnet i andre deler av verden, og antyder at ulven avveier mattilfanget med kostnadene ved å nedlegge et dyr. En elgkalv tilbyr mindre mat enn en elgokse, men er antageligvis langt enklere og mindre risikofyllt å drepe. Ved dagens høye tettheter av elg i Skandinavia er det derfor ingen grunn til å prøve seg på en okse når skogen bugner av svakere kjønns- og aldersklasser.

### Ulven og elgen – hvor ofte dreper ulven en elg?

Ulven er en effektiv elgjeger og synes ikke å være begrenset av varierende tetthet av elg i Skandinavia. Hvor ofte ulven dreper en elg er derfor ikke avhengig av byttedyrtettheten, men av individuelle forhold som for eksempel ulvens erfaring. Ulvflokkens størrelse har mindre innvirkning på predasjonstakten. To voksne individ dreper i gjennomsnitt omtrent like mange elg som en flokk på 2 voksne og én eller flere valper.

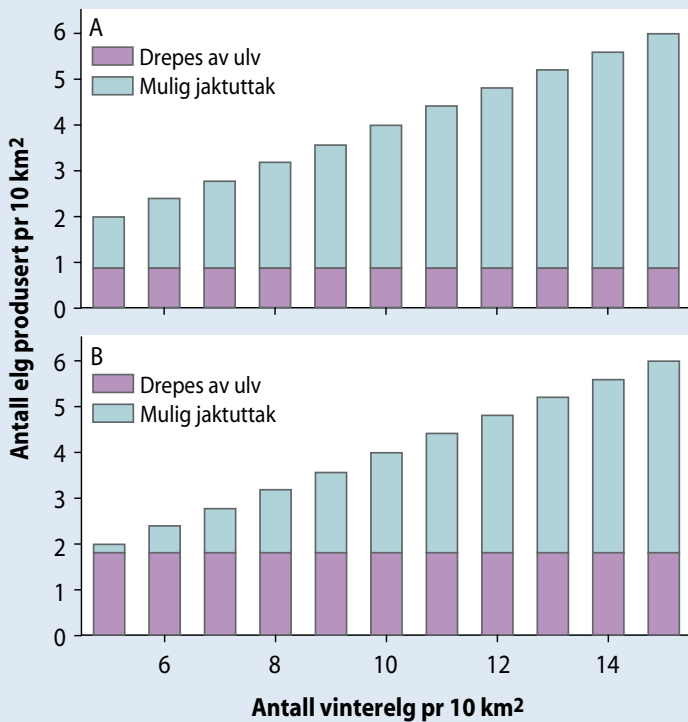
Ulvens predasjonstakt ble beregnet ved intensiv oppfølging av radiomerket ulv vinterstid i 12 revir og år. Totalt ble det funnet 230 elg som synes å være drept av ulv, hvorav 195 med sikkerhet var drept av ulv, og 35 elg som med stor sannsynlighet var drept av ulv. Predasjonstakten varierte fra 2,7 til 8,4 dager mellom hver elg som ble drept i de forskjellige revirene og årene. Gjennomsnittintervallet var henholdsvis 4,8 dager pr sikker og sannsynlig ulvedrept elg og 5,8 dager pr sikker ulvedrept elg. I den grad predasjonstakten er stabil gjennom året betyr dette at en ulvflokk på 2 til 8 individer i gjennomsnitt slår mellom 62 og 90 elg pr år.

Det siste forholdet avhenger av hvordan predasjonstakten varierer gjennom året. Så langt er det bare gjennomført noen få studier av predasjonstakten i sommerhalvåret og disse antyder en høyere predasjonstakt enn på vinteren, dvs færre dager mellom hver elg som drepes. Dette skyldes antagelig at årets kalver på dette tidspunktet er små og utgjør lite mat for ulven. Flere kalver er derfor nødvendig for å dekke det samme kjøttbehovet. En høyere predasjonstakt på sommeren vil medføre at den årlige predasjonstakten blir høyere enn estimatet ovenfor.

### Hva er effekten av ulvepredasjon på en elgbestand?

I de fleste områder vil ulvens effekt på elgbestanden først og fremst kunne erfares som økt dødelighet utenom jakt. Denne dødeligheten måler vi gjerne som andelen av elgbestandens årlige tilvekst som drepes av ulv. I områder uten rovdyr og med en stabil elgbestand, blir normalt hele den årlige årstilveksten felt under jakta minus en liten andel som må spares for å kompensere for de elgene som dør av trafikkulykker, sult og sykdom (i snitt ca 5 % av vinterbestanden). Ved tilstedeværelse av ulv må andelen som felles ved jakt ofte reduseres vesentlig.

Innenfor et ulverevir vil fire faktorer være avgjørende for effekten av ulvepredasjonen på elgbestandens årstilvekst og hvor mye som kan høstes: Ulvflokkens predasjonstakt, revirets størrelse, og elgbestandens tetthet og produktivitet. Avhengig av hvordan disse faktorene varierer, vil ulven kunne ta en varierende mengde av årstilveksten. Om vi forholder oss til gjennomsnittlig predasjonstakt (ca 90 (sikre og sannsynlige) elg slått pr flokk pr år), revirstørrelse (ca 1000 km<sup>2</sup>), elgtetthet (ca 1 vinterelg pr km<sup>2</sup>) og netto tilvekstrate (ca 40 % årlig tilvekst fra etter jakt til før jakt året etter) i Sør-Skandinavia, vil omkring 23 % (90 av 400 elg) av årstilveksten bli tatt av ulv (**Figur 6.3**). Denne effekten vil fordobles om reviret halveres (90 av 200 elg



**Figur 6.3.** Andelen av den årlige tilveksten av elg som tas av ulv i forhold til tettheten av elg i et område. Den gjenværende produksjonen kan høstes i form av jakt. Modellen forutsetter en netto tilvekstrate av elg på 40 % (fra etter jakt til før jakt året etter), en predasjonstakt på 90 elg pr ulveflokk pr år og en revirstørrelse på 1000 (A) eller 500 km<sup>2</sup> (B).

= 46 % tas av ulv) og vil reduseres vesentlig om reviret økes med 50 % (90 av 600 elg = 15 % tas av ulv). Begge disse revirstørrelsene er representert i Skandinavia. En tilsvarende variasjon i effekten av ulvepredasjon oppnås ved å variere tettheten av elg fra 0,5 til 1,5 elg pr km<sup>2</sup> (Figur 6.1) Dette betyr at ulvens effekt på den lokale elgstammen ikke uten videre kan beregnes uten at det eksisterer gode data både på elgbestandens tetthet og produktivitet, samt revirets utstrekning.

### Hva betyr dette for en bærekraftig høsting av hjorteviltet?

Ved utarbeidelse av bestands- og høstingsplaner for elg og rådyr bør den lokale viltforvaltningen ta hensyn til predasjonseffekten av gaupe og/eller ulv. I Skandinavia er det lite som tyder på at ulven og gaupas predasjon er kompensatorisk (Faktaboks 6.2), og betydningen av predasjonen vil først og fremst avhenge av byttedyrtettheten. I områder med høy byttedyrtetthet

vil den prosentvise betydningen av predasjon være mindre enn i områder med lav tetthet av byttedyr. Vi har nå tilstrekkelige data til å lage grove retningslinjer for hvordan storviltet bør forvaltes i områder med store rovdyr.

Vi har etter hvert fått god oversikt over gaupe – rev – rådyr systemet og ulv - elg systemet, men vet mindre om ulvens innvirkning på rådyr, og den samlede effekten av bjørn- og ulvepredasjon på elg i samme område. I tillegg trenger vi mer kunnskap om hvordan gaupa påvirker tettheten av rødrev, og ulvens effekt på rødrev- og gaupetettheten. Tilsvarende vet vi lite om graden av kompensatorisk fruktbarhet i hjorteviltbestander som er gjenstand for predasjon fra ulv og bjørn. Spesielt hos elg synes kua delvis å kunne kompensere for tap av kalven rett etter fødselen ved å produsere flere kalver året etter.

Avveiningen mellom et mest mulig produktivt skogbruk og høsting av elg vanskelig-

gjøres ved nærvær av ulv. Tradisjonelt balanseres størrelsen på en elgbestand mot hensynet til beiteskader i skogen. I tilfeller der skogbruket har vært prioritert og elgbestanden holdt på et lavt nivå med dertil lave jaktuttak, kan ulveetablering gjøre at det ikke blir igjen jaktbar produksjon. Selv uten jakt vil predasjon fra ulv og bjørn kunne føre til at glisne elgbestander ytterligere synker i tetthet. I områder der skogbruket nedprioriteres og elgbestanden er tett, vil ulv i liten grad påvirke høstingsraten. Resultatet er at tilstedeværelsen av ulv kan øke konfliktnivået mellom skogbruks- og jaktinteressene fordi høyere tettheter av elg er nødvendig for å tilby samme jaktuttak som tidligere.

### Hvor mye er økosystemet forandret?

Økningen i bestandene av gaupe og ulv i Skandinavia er et steg i retning av ytterligere restaurering av de opprinnelige økologiske prosessene i barskogen. Rovdyr har flere effekter på byttedyrene enn bare



Foto: John D. C. Linnell

å drepe dem. Byttedyrene kan forandre atferd og habitatbruk, og predasjonen vil forandre forholdene for mange åtseletere og nedbrytere. Predasjonen vil også medføre at forvaltningen av hjorteviltet må endres mange steder, for eksempel ved at høstingsnivået reduseres.

Det er mindre sannsynlig at økte bestander av gaupe og ulv vil føre til såkalte "kaskadeeffekter" i økosystemet i Skandinavia slik man for eksempel har sett i Yellowstone

National Park i USA. Gjeninnføringen av ulv har der gitt dramatiske effekter på bestandsdynamikk og atferd hos klauvviltet fordi man har tillatt svært høye ulvetettheter. I Norge forhindres dette ved at de politisk bestemte målene for antallet gauper og ulv er relativt lave, slik at rovdyr-effektene blir betraktelig mindre.

### Takksgelser

Resultatene som er presentert her er basert på gaupe- og ulveforskning utført

i periodene 1995-2004 (gaupe) og 2000-2004 (ulv) i Sørøst-Norge og tilstøtende deler av Sverige. Forskingen er utført som et Svensk-Norsk samarbeid innenfor prosjektene SkandUlv og ScandLynx. I tillegg til støtten fra NINA, har vi motatt støtte fra Norges Forskningsråd, Direktoratet for Naturforvaltning, Fylkesmannens Miljøvernavdeling i flere fylker, Sveriges Naturvårdsverk, samt svenske Jägerforbundet og FORMAS.

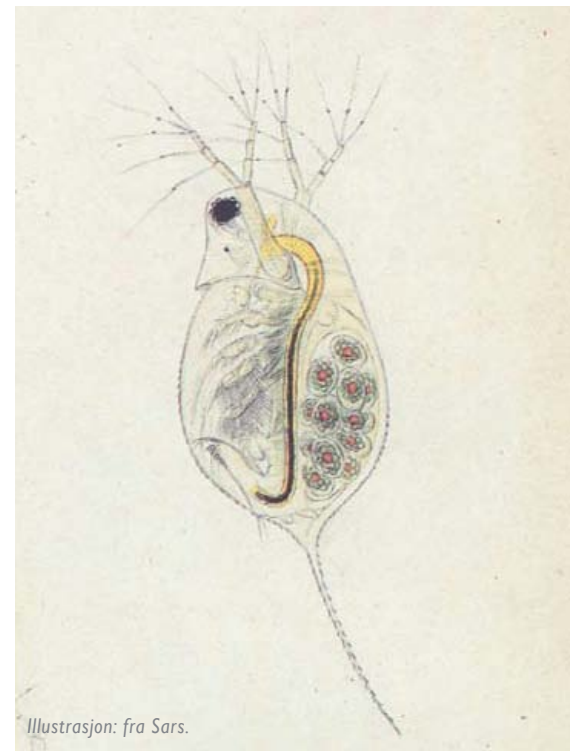


Flyfoto: Bjørn Sæther

# 7. Målsjøen 30 år etter – forringelse av vannkvaliteten har ført til kaskadeeffekter på ferskvannssamfunnene

Ann Kristin L. Schartau, Kaare Aagaard, Arne J. Jensen, Terje Bongard, Randi Saksgård og Helge Reinertsen

*Målsjøen har blitt endret i løpet av de siste 30 årene ved økt tilførsel av organiske stoffer, mindre oksygen i dypere vannlag, og nedslamming av bunnen. Som følge av dette har dypvannsfaunaen gått sterkt tilbake og røya har forsvunnet. Redusert fiskebeiting på krepsdyrene har endret sammensetningen av planktonsamfunnet.*



Illustrasjon: fra Sars.

Målsjøen er en av Norges best undersøkte innsjøer. For rundt 30 år siden tok man for seg vannkjemi, plante- og dyreplankton, bunndyr, større vannplanter og fisk. Mengder, produksjon og mangfold av ulike planter og dyr ble studert. Undersøkelser av fjærmyggsamfunnet på slutten av 1980-tallet antydte at innsjøen hadde gjennomgått store endringer siden 1970-årene. På 2000-tallet ble dette fulgt opp med omfattende undersøkelser av vannkjemi, flora og fauna.

Hensikten med vårt prosjekt var å studere direkte og indirekte effekter av endringer i vannkvaliteten på økosystemets struktur og funksjon.

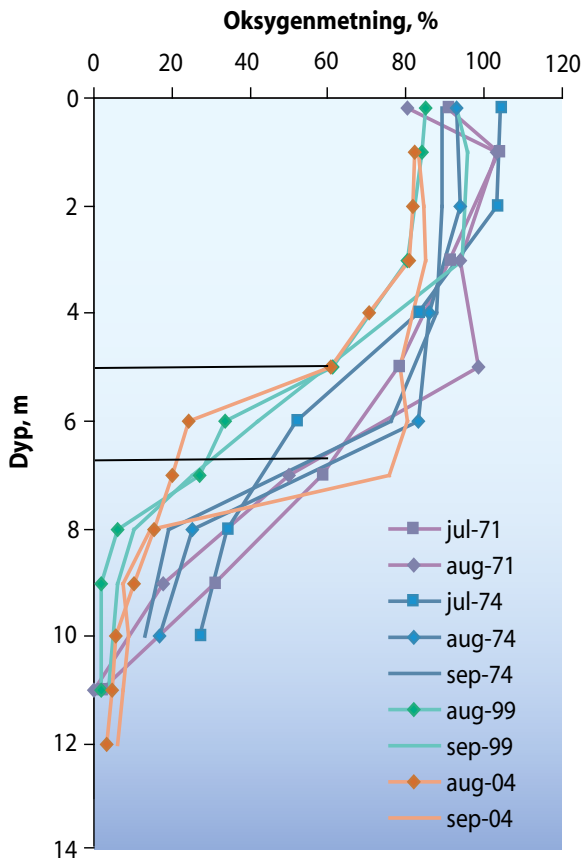
## Dårligere oksygenforhold som følge av økt organisk belastning

Målsjøen ble på 1970-tallet karakterisert som en næringsfattig til svakt næringsanrikt skogsjø med relativt høyt innhold av kalsium og organisk stoff (Tabell 7.1 og

7.2). Innholdet av organisk stoff er først og fremst knyttet til tilførsler av humusstoffer fra omkringliggende myrområder, men også jordbruksvirksomheten bidrar. Lavt innhold av oksygen i dypere vannlag var vanlig under stagnasjonsperioden om sommeren (dypere vannlag sirkuleres ikke), og mer sporadisk ble også oksygenvinn registrert. Våre undersøkelser i perioden 2001-2004 viser at innholdet av kalsium og nitrogen har økt siden 1970-tallet, men uten tilsvarende økning i fosforinnholdet. Mengden planteplankton synes heller ikke å ha økt (se eget avsnitt). Oksygenforholdene har blitt dårligere enn de var på 1970-tallet, og oksygenvinn i dypere vannlag er blitt vanligere. Mens det tidligere ble målt kritisk lave nivåer av oksygen (< 60 % metning) under 7 m, så gjelder dette nå for dyp større enn 5 m (Figur 7.1). Det synes også å ha vært en økt sedimentasjon fulgt av nedslamming av gyteplasser og andre viktige leveområder for bunndyr og fisk. Innsjøen har blitt

grunnere og områdene med vannvegetasjon har økt i utstrekning.

Redusert innhold av oksygen skyldes antagelig en betydelig økning i tilførsler av organisk stoff fra nedbørsfeltet (Tabell 7.1). Økt humusinnhold er observert i en rekke innsjøer i Sør-Norge, og er antatt å være forårsaket av endringer i de klimatiske forholdene i siste 10-årsperiode med milde og våte vintre. Omlegging av jordbruket i omkringliggende områder er likevel antatt å være den viktigste årsaken til økte tilførsler av organisk stoff. Effekten på oksygenforholdene i Målsjøen henger også sammen med lokale forhold. Humusrike innsjøer der store deler av vannmassene ikke sirkulerer i sommerhalvåret, er sårbare for økt innhold av organisk stoff, enten dette skyldes økt primærproduksjon i innsjøen på grunn av tilførsler av næringsalter (eutrofiering) eller økt tilførsel av organisk stoff fra nedbørsfeltet.



**Figur 7.1.** Vannets innhold av oksygen (% metning) i ulike dyp (vertikale profiler) målt på 1970-tallet og omkring 30 år senere. I stagnasjonsperioden på sommeren (vannet er sjiktet slik at kun de øvre deler av vannmassene sirkulerer) er innholdet av oksygen lavt i de dypere vannlag. Innholdet av oksygen i dypet har avtatt i løpet av perioden og utbredelsen til vannmasser med kritisk lave oksygenkonsentrasjoner (< 60 % metning) har økt i omfang. Merk: Kraftig vind sensommeren 2004 førte til en total omrøring av de øvre vannlagene, jfr. kurven for september 2004.

### Direkte effekter av redusert oksygeninnhold og økt nedslamming

#### Fisk

På 1970-tallet var det tre fiskearter i Målsjøen. Det var en betydelig bestand av røye, en fåtallig ørretbestand, samt en del lake. Et merkeforsøk i juni 1977, der fisk ble tatt levende ut av garn, finneklipt og satt ut igjen, indikerte at det var 2900 - 3300 røye (> 15 cm), 300 - 600 ørret og ca. 1200 lake i Målsjøen.

Ved et prøvofiske i Målsjøen i oktober 2001 og 2002 ble det bare fanget ørret og lake. Fangsten per garnnatt (garn av "Nordisk standard") var 2,0 (snitt vekt: 310 g) ørret og 0,5 (42 g) lake i 2001, og 2,3 (385 g) ørret og 0,8 (139 g) lake i 2002. Flere av ørretene hadde tydelige tegn på at de var utsatt fra settefiskanlegg, f.eks finneslitasje.

**Tabell 7.1.** Vannkjemiske forhold målt som gjennomsnitt (Snitt) med standardavvik (Stdev) og minste og største verdi (Min-Maks), i Målsjøen på 1970-tallet og 30 år senere viser at det har skjedd en økning i innholdet av kalsium og organisk stoff (målt som KMnO4) som igjen har ført til en økning i ledningsevnen (innhold av ioner) og pH.

	Ledningsevne (mS m <sup>-1</sup> )	pH	Kalsium (mg L <sup>-1</sup> )	KMnO4 (mg L <sup>-1</sup> )
<b>1971*</b>				
Snitt	7.82	6.9	9.1	48.5
Stdev	0.64	0.2	?	7.1
Min-Maks	6.61 - 9.80	6.4 - 7.3	1.2 - 20.0	32.5 - 62.8
<b>2001 - 2003</b>				
Snitt	10.28	7.2	14.0	67.9**
Stdev	1.25	0.3	2.0	15.3
Min-Maks	8.11 - 13.54	6.8 - 7.7	11.4 - 20.3	43.6 - 98.5

\* Data fra J.W. Jensen. \*\* Data fra A. Grendstad (1999)

Røyebestanden synes å ha forsvunnet fra innsjøen, og lakebestanden har blitt redusert. Det siste bekreftes av at det ble fanget betydelig færre lakeyngel i fiskefeller på grunt vann i 1999 enn på 1970-tallet (Tabell 7.3).

Årsaken til at røyebestanden er nesten eller helt utryddet er trolig at gyteforholdene er blitt dårlige som følge av sedimentering på gyte plassene og/eller ved at det er blitt for lite oksygen til eggene. Disse forholdene har trolig også virket negativt på lakebestanden.

### Bunndyr

Målsjøen hadde på 1970-tallet et rikt fjærmyggsamfunn med rundt 70 arter. De fleste av disse artene forekom i de grunne områdene av innsjøen. I dypområdene (> 6 m) ble det funnet mindre enn ti arter, fordelt på fem slekter, men tettheten av dyr var høy (Figur 7.2). Mot slutten av 1980-tallet oppdaget man at fjærmyggfaunaen nærmest var forsvunnet dypere enn 6 m. Dette var det første tegnet på at forholdene i Målsjøen hadde endret seg siden syttitallets undersøkelser.

**Tabell 7.2.** Innholdet av plantenæringsstoffet nitrogen (Tot-N) i Målsjøen på 2000-tallet målt som gjennomsnitt (Snitt) med standardavvik (Stdev) og minste og største verdi (Min-Maks), viser en kraftig økning fra 1970-tallet, både i de øvre vannlag (epilimnion) og i dypet (hypolimnion), i stagnasjonsperioden på sommeren. Innholdet av fosfor (Tot-P) viser ikke en tilsvarende endring i løpet av siste 30 års periode.

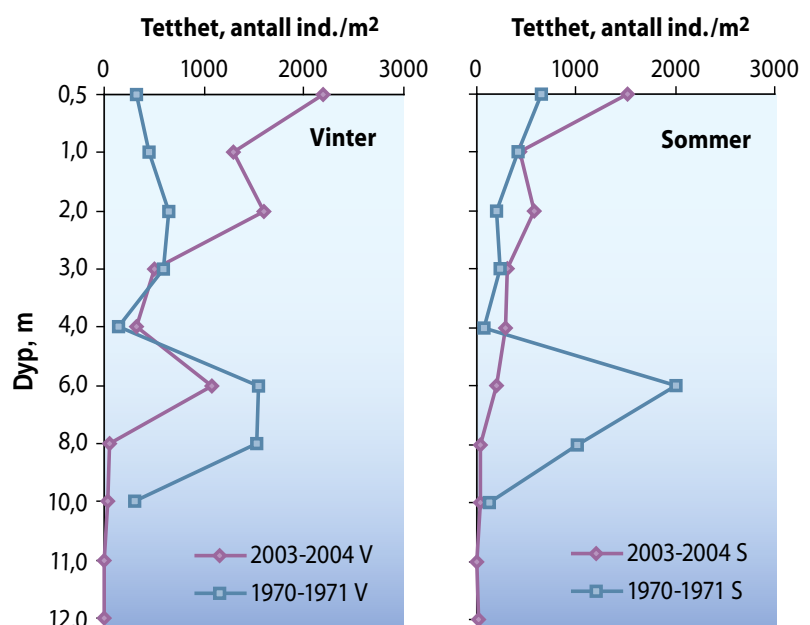
	Epilimnion		Hypolimnion	
	Tot-N ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Tot-P ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Tot-N ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Tot-P ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )
<b>1975 - 1976*</b>				
Snitt	221	12.8	250	14.5
Stdev	65	4.1	45	5.4
Min-Maks	90 - 360	5 - 22	155 - 315	5 - 27
<b>2001 - 2003</b>				
Snitt	451	7.3	529	11.5
Stdev	93	2.1	113	12.1
Min-Maks	278 - 604	5 - 12	348 - 714	6 - 50

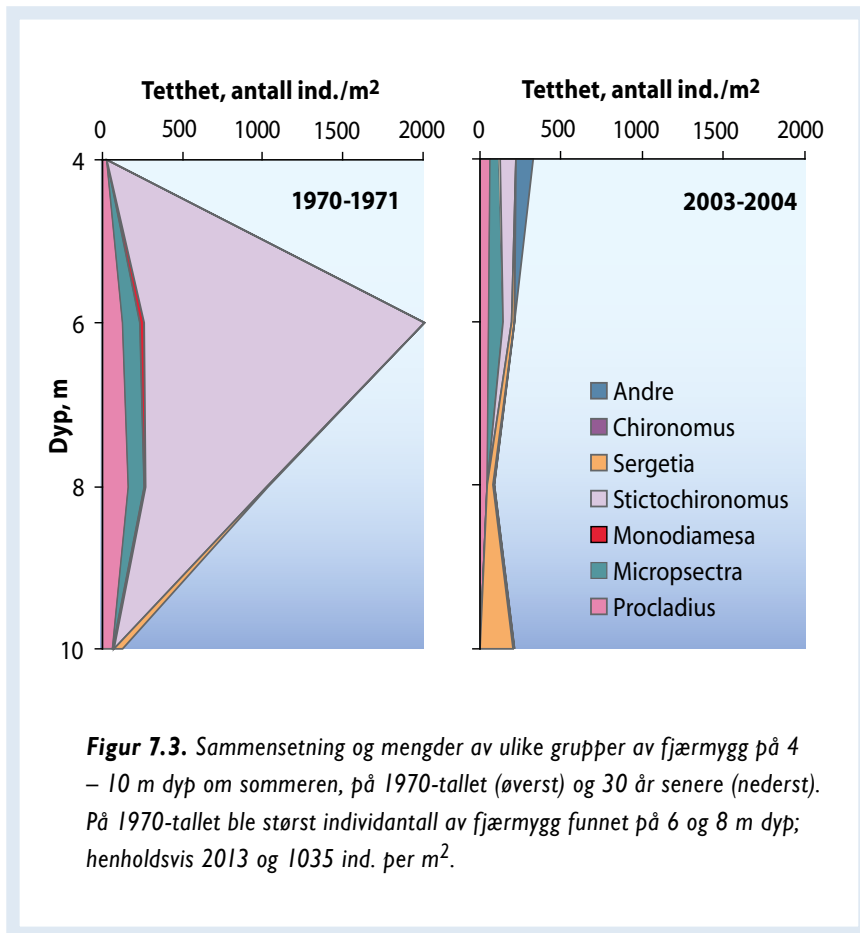
\* Data fra Langeland et al. 1975; 1977

**Tabell 7.3.** Fangst av lake (*Lota lota*) i Målsjøen basert på fiskefeller satt på grunne områder viser at lakebestanden er kraftig redusert. Fiskeinnsatsen har vært på samme nivå alle år.

Lake i Målsjøen	
År	Antall fisk
1971	560
1972	543
1999	15

**Figur 7.2.** Mengde av fjærmyglarver målt som antall individer per  $\text{m}^2$  på ulike dyp, vinter (øverst) og sommer (nederst) på 1970-tallet og 30 år senere.





Resultatene av undersøkelsene på 2000-tallet viser at det er særlig på 6 – 8 m dyp at de største endringene har skjedd (Figur 7.2). Her er tettheten av fjærmygg-larver gått tilbake fra over 1000 individer per kvadratmeter til noen titalls individer. Endringene er størst på sommeren. På disse dypene er det larver tilhørende fjærmygg-gruppen *Stictochironomus* som er forsvunnet (Figur 7.3). Denne gruppen, som forekommer i moderat næringsrike sjøer, har trukket bort fra dypområdene, men kan opptre på 4 m dyp der de ikke fantes på syttitallet.

I de dypeste områdene av Målsjøen finner vi *Sergentia*, en gruppe som kan overleve ved mer næringsrike forhold enn *Stictochironomus*. Også denne gruppen lever nå grunnere enn i 1970-årene, mens *Chironomus*, som er en god indikator på sterkt næringsanrikede forhold og som

tidligere ikke er funnet i Målsjøen, opptrer fåtallig på de største dypene.

Mengden fjærmygg-larver i grunnområdene har antagelig økt siden 1970-tallet selv om høye tettheter også ble registrert den gang. Økningen har sammenheng med økt tilførsel av organisk stoff samtidig som oksygenforholdene her er gode nok for disse dyrene. De fleste slektene som ble funnet i grunnområdene, er fremdeles til stede.

Endringene i fjærmyggfaunaen i Målsjøen viser at artssammensetningen og endringer i sekundærproduksjonen er mer følsomme indikatorer for endrede miljøforhold enn bare forekomst eller fravær av arter. Den vertikale fordelingen av fjærmyggartene er også en god indikator på oksygenforholdene i innsjøen.

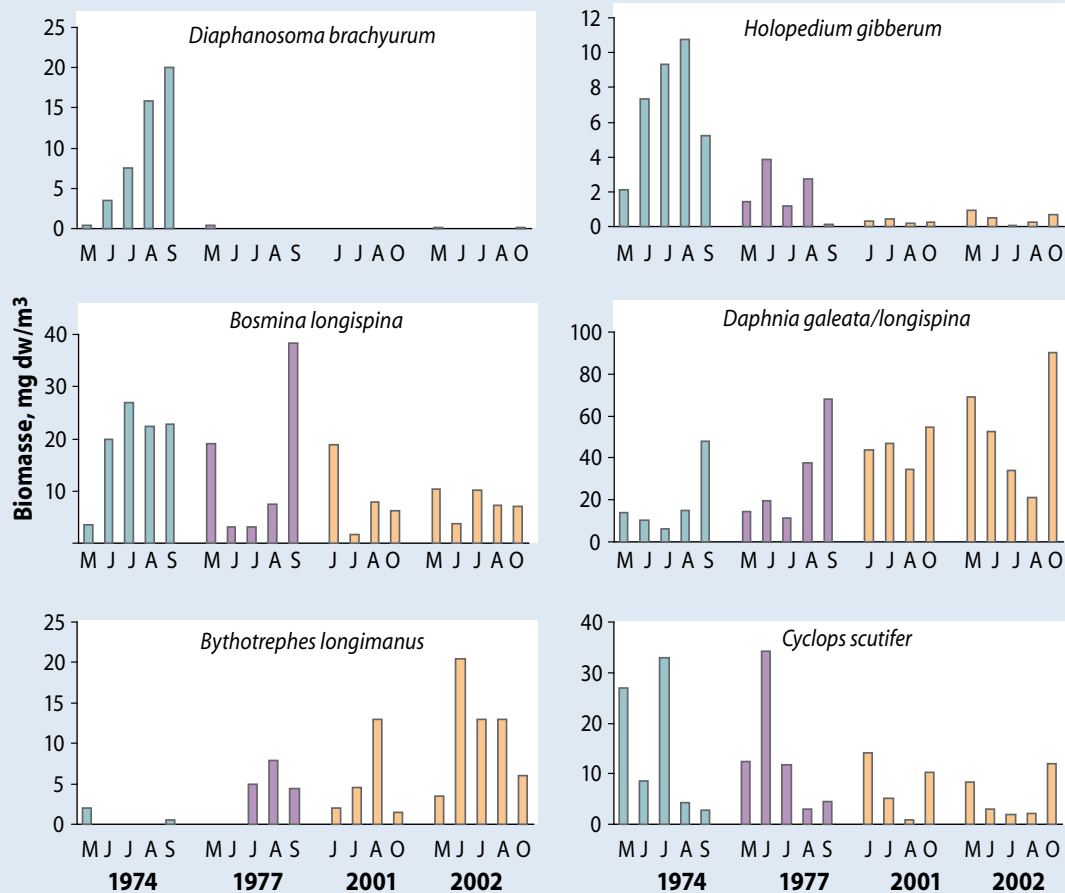
## Indirekte effekter på plankton-samfunnene

### Dyreplankton

Dyreplanktonsamfunnet i Målsjøen er også endret i løpet av de siste 30 årene. Store vannlopper (eks. *Daphnia galeata longispina* og *Bythotrephes longimanus*) har økt i antall mens små arter (eks. *Diaphanosoma brachyurum* og *Bosmina longispina*), som tidligere dominerte, har gått tilbake (Figur 7.4). Med unntak av *Cyclops scutifer* er det ikke funnet noen endring i sammensetningen av hoppekreps. Artssammensetningen av hjuldyrene er også uendret. Endringene skyldes trolig et skifte i hvilke rovdyr som beiter dyreplankton. Røye, som for en stor del eter store planktonkrepsdyr, er svært fåtallig eller har forsvunnet fra Målsjøen. Bestanden av lake har også gått tilbake mens tettheten av ørret, som gyter i bekene, er nå dominerende fiskeart. Ørreten



## Dyreplankton i Målsjøen

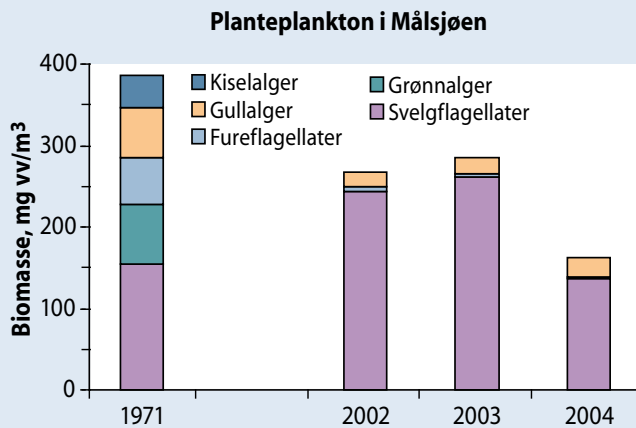


**Figur 7.4.** Biomasse (mg tørrvekt per  $m^3$ ) av utvalgte arter småkrepser på 1970-tallet og 30 år senere. Bokstaver angir når i vekstsesongen prøven er tatt (M: mai, J: juni, J: juli, A: august, S: september, O: oktober). Merk: I 1977 er bestanden av røye kraftig redusert på grunn av utfisking. I 2001-2002 er røya antagelig forsvunnet. Vannloppene *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, *Bosmina longispina* og *Daphnia galeata/longispina* spiser alger og bakterier. Vannloppen *Bythotrephes longimanus* lever av andre dyreplankton. Hopperekrepsen *Cyclops scutifer* foretrekker kaldt vann.

er mindre effektiv planktonspiser og ernærer seg hovedsakelig av bunndyr i gruntvannsområdene. Dyreplanktonsamfunnets sammensetning påvirkes nå mest ved beiting fra virvelløse rovdyr som vannloppen *Bythotrephes longimanus*. Tidligere var denne arten nesten nedbeitet av røya. *Bythotrephes* beiter først og fremst på de mindre artene av dyreplankton. Et skifte fra fisk til virvelløse rovdyr har også indirekte effekter på sammensetningen av dyreplanktonsamfunnet. For eksempel har vannloppen *Holopedium gibberum* gått tilbake som følge av økt konkurranse fra en økende bestand av *Daphnia*. (Figur 7.4).

**Tabell 7.4.** Dyreplanktonets artsrikdom, mangfold, uttrykt som jevnhet (Hill's diversitetstall  $NI$ ) og biomasse. Både krepsdyr og hjuldyr er inkludert og gjennomsnitt (Snitt), minste verdi og største verdi (Min-Maks) er vist for hvert år.

	1974	1977	2001	2002
<b>Artsrikdom</b>				
Snitt	13,4	12,8	12,5	14,2
Min-Maks	12 - 15	11 - 15	9 - 14	13 - 16
<b>Diversitet</b>				
Snitt	6,4	5,5	5,4	5,2
Min-Maks	5,8 - 7,0	4,1 - 6,6	4,3 - 6,0	3,4 - 6,2
<b>Biomasse</b>				
Snitt	102	85	98	101
Min-Maks	82-139	63-133	81-112	61-130



**Figur 7.5.** Total biomasse av planteplankton er redusert i 2002-2004 sammenlignet med undersøkelse på begynnelsen av 1970-tallet. De fleste grupper har gått tilbake mens svelgflagellatene har økt i mengde og utgjør nå omkring 90 % av biomassen av planteplankton.

I 1977 gjennomførte man et uttynningsfiske i Målsjøen for å øke fiskens vekstshastighet og størrelse. Tettheten av småvokst røye ble for en kort periode redusert og effekten på dyreplanktonsamfunnet da, ligner på de endringene som senere er registrert (Figur 7.4).

Noen dyreplanktonarter er direkte påvirket av endringene i oksygenforholdene. Hoppekrepsen *Cyclops scutifer* er en art som vanligvis forekommer på større dyp der vannet er relativt kaldt. Artens leveområde er vesentlig begrenset i Målsjøen på grunn av lavt oksygeninnhold i dypere vannlag, og arten har derfor gått tilbake (Figur 7.4).

Artsrikdommen, målt som totalt antall arter av krepsdyr og hjuldyr, har ligget på samme nivå de siste 30 årene (Tabell 7.4). Mangfoldet, målt som jevnhet i dyreplanktonsamfunnet, har imidlertid avtatt med redusert fiskepredasjon. Det er også

tidligere vist at moderat fiskepredasjon kan bidra til et jevnere dyreplanktonsamfunn fordi dette fremmer sameksistens av konkurransesvake arter, som er lite utsatt for fiskepredasjon, og arter som er konkurransesterke, men ofte sårbare i forhold til predasjon. Verken total biomasse av hjuldyr eller biomasse av krepsdyr viste noen endring over tid.

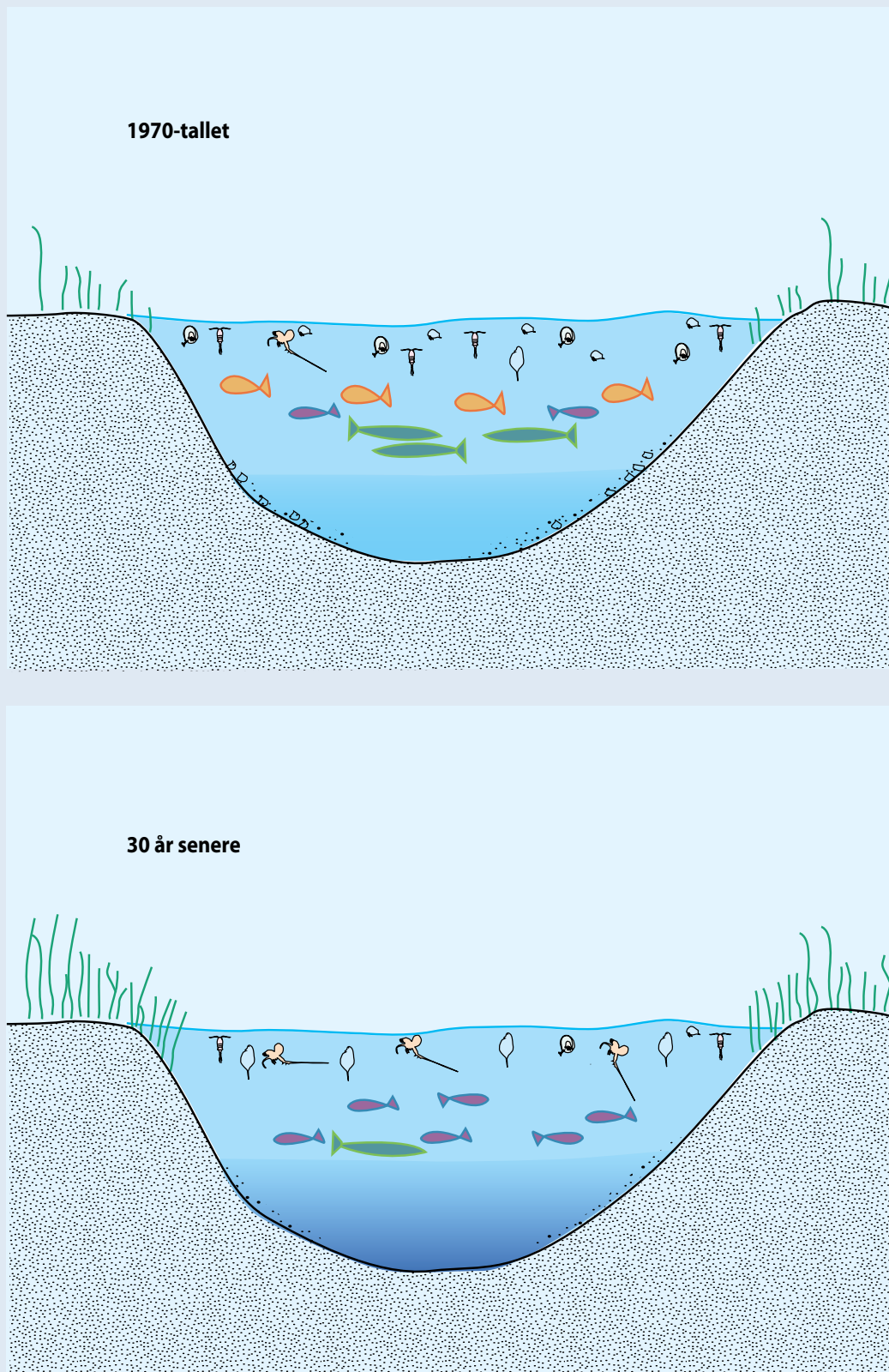
#### Planteplankton

Også planteplanktonsamfunnet har gjennomgått store endringer siden de første undersøkelsene på begynnelsen av 1970-tallet. Arter tilhørende algegruppene gullalger (*Chrysophyceae*) og svelgflagellater (*Cryptophyceae*) var mengdemessig mest vanlige både på 1970-tallet og 30 år senere men andelen svelgflagellater har økt fra 40 % til omkring 90 % (Figur 7.5). Alle andre grupper har gått tilbake; spesielt arter tilhørende grønnalgene (*Chlorophyceae*) og fureflagellatene (*Dinophyceae*). Mengden av planteplankton synes å være noe lavere

enn tidligere. På 1970-tallet var biomassen av planteplankton omkring 386 mg våtvekt per m<sup>3</sup> mens årlig snitt for den siste perioden, varierte mellom 162 og 284 mg våtvekt per m<sup>3</sup>. Planteplanktonsamfunnet i Målsjøen er typisk for en næringsfattig skogsjø med stort beitetrykk fra dyreplankton.

#### Kaskade-effekter

Tilførsler av organisk stoff har ført til en ringelse av vannkvaliteten og de biologiske samfunnene i Målsjøen. Fjærmyggfaunen i dypområdene er sterkt redusert på grunn av forverrede oksygenforhold. Endringene i fiskefaunaen er også en direkte effekt av endringene i oksygenforholdene og nedslamming av gyteområdene for røye og lake. Røyas tilbakegang har ført til store endring i det pelagiske samfunnet for øvrig (Figur 7.6). Slike endringer som berører flere ledd i næringskjeden kalles kaskade-effekter og omfatter både direkte og indirekte effekter av en påvirkning.



**Figur 7.6.** Undersøkelser omkring år 2000 viser at redusert innhold av oksygen og økt nedslamming av leveområder sammenlignet med 1970-tallet. Dette har ført til strukturelle endringer i fiskesamfunnet (reduerte tettheter av røye og lake og økt dominans av ørret) som igjen har ført til strukturelle endringer i dyreplanktonsamfunnet (økt tetthet av større arter og individer pga. redusert nedbeiting fra fisk). Endringer i dyreplanktonsamfunnet har videre ført til endringer i planteplanktonsamfunnet (økte mengder av små og bevegelige arter som tåler høyt beitepress og reduserte mengder av store arter som er viktig føde for dyreplanktonet).



Foto: Guillaume Guénard

# 8. Konkurransen innen og mellom fiskearter - innhegningsforsøk

Ola Ugedal, Torbjørn Forseth, Bror Jonsson, Rita Daverdin, Sigurd Einum, Ian Fleming og Randi Saksgård  
Daniel Boisclair og Guillaume Guénard (Université de Montréal)

*Røyas tilvekst avhenger av fisketettheten. Dette ble vist i innhegningsforsøk i Songsjøen, Sør-Trøndelag. Tetthetsavhengigheten skyldes ikke at fisken spiste mindre når tettheten ble høy, men at den utnyttet næringsinnholdet i maten mindre effektivt. I innhegningene var røyas diett lite påvirket av konkurranse fra ørret. De spiste mest små krepsdyr om de var alene eller sammen med ørret.*



Foto: Bodil Wilmann

Fisk befinner seg høyt oppe i næringspyramidene i innsjøer, og deres påvirkning på økosystemet avhenger av hvor tette bestandene er. Fiskeartene har ulike egenskaper, som at de beiter på forskjellige næringsdyr eller lever i ulike vannlag. Slike artsforskjeller gjør at fiskenes påvirkning på næringsdyra vil variere fra vann til vann. Det er vanligvis konkurranse mellom individer av samme art og mellom ulike arter. Forskjellige former for høsting vil kunne påvirke dette konkurranseforholdet, og endre beitepresset på næringsdyra. Kunnskap om hvordan konkurranse innen og mellom arter påvirker beitingen, er viktig for å kunne vurdere effektene på økosystemer av ulike tiltak eller inngrep.

## Konkurranse mellom røyer - tetthetsavhengighet

Fiskeveksten avtar ofte med arters tallrikhet i en lokalitet. Dette kalles tetthetsavhengig vekst. Utynningsfiske, som er et vanlig brukt fiskestelltiltak i innsjøer, tar utgangspunkt i dette. Ved utynningsfiske

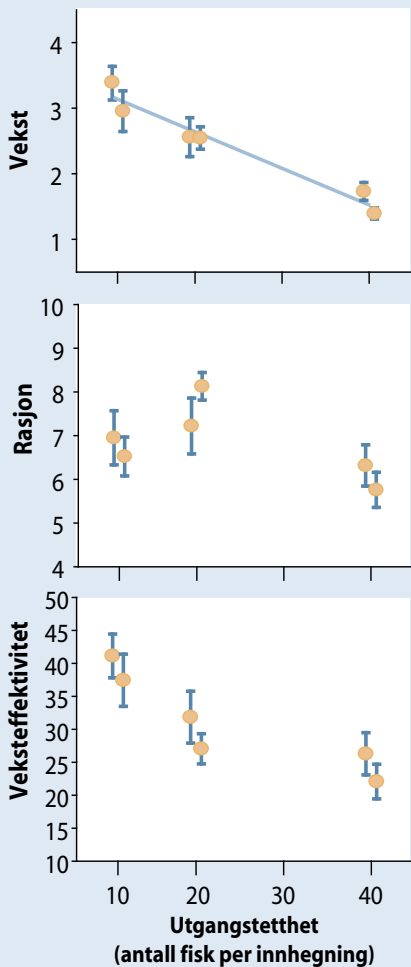
ønsker en å oppnå bedre tilvekst og økt størrelse på fisken ved å redusere antallet individer i bestanden. Det kan være flere årsaker til tetthetsavhengig vekst hos fisk.

En mulighet er at det blir mindre mat til hvert enkelt individ ettersom antallet øker. I slike tilfeller vil ofte små fisk ha et fortrinn framfor større fisk fordi små fisk ikke trenger så mye mat, og de kan utnytte mindre næringspartikler. Store næringsdyr blir fortere nedbeitet enn mindre. Skal et utynningsfiske være effektivt, må man derfor fjerne mange av de små individene.

En annen mulighet er at fisken bruker mer tid og energi på å konkurrere og ete når bestanden øker. I slike tilfeller kan større fisker ha et fortrinn over mindre ved at de kan dominere over og jage mindre konkurransedyktige individer. Er dette tilfelle, må dominante individer fjernes for at utynningsfiske skal virke effektivt. Hvis ikke næringsressursene kan forsvares, kan imidlertid resultatet bli motsatt, at dominante individer ikke vil

få mer mat ved sin høyere aggressivitet og energiforbruk. Kunnskap om mekanismene bak tetthetsavhengig vekst er således viktig for å vurdere konsekvensene av konkurranse for fiskebestandenes populasjonsdynamikk, og for å vurdere hvilke fiskestelltiltak som vil ha best effekt.

Vi studerte mekanismene i konkurransen mellom røyeindivider i et felteksperiment. Forsøkene ble gjennomført i innhegninger (100 m<sup>2</sup> overflateareal) som var plassert i strandsonen i Songsjøen, Sør-Trøndelag. Innhegningene var laget av 8 mm notlin montert på et rammeverk av tre. Dypet i innhegningene varierte fra 0,7 m mot land til 3,5 m i ytterenden. Fisken hadde fri adgang til bunnen, og små næringsdyr i vannmassene kunne fritt drive inn og ut av innhegningene. I disse innhegningene satte vi ut henholdsvis 10, 20 og 40 individmerkede røyer. Hver tetthet av røye var representert i to innhegninger, så til sammen ble det brukt 6 innhegninger i forsøket. Forsøket strakte seg over en måned.



**Figur 8.1.** Vekst (størrelseskorrigert vekstrate), daglig rasjon (mg tørrvekt næringsdyr per gram våtvekt fisk), og veksteffektivitet (% av energien i næringsinntaket som har blitt brukt til vekst) hos røye i innhegninger med ulik tetthet av fisk. Verdiene er gjennomsnittsverdier ( $\pm$  standardfeil) for de ulike innhegningene.

Som ventet avtok veksten med økende røyetetthet i innhegningene (Figur 8.1). Veksten til de raskest voksende individene var nært opp til maksimalvekst hos røye. Bare noen få fisker oppnådde imidlertid en slik høy veksthastighet. Dette viser at det var konkurranse om maten selv ved den laveste tettheten. Matmengden røya spiste varierte lite selv om tettheten økte mye (Figur 8.1). Dette innebærer at fiskens veksteffektivitet, som er et mål for hvor stor del av maten som blir til fiskekjøtt, avtok med økende tetthet. Nedgangen i vekst

med økende tetthet skyldes at fiskens energiforbruk økte, ikke at den åt mindre. Dette resultatet står i motsetning til den vanlige oppfatningen om at redusert vekst som følge av økt fisketetthet hovedsakelig skyldes at det blir mindre mat til hvert enkelt individ. Det økte energiforbruket ved høy tetthet skyldes antakelig økt aktivitet. Fisken synes å bruke lenger tid for å spise seg mett. Maten kan være vanskeligere å finne, og/eller de bruker mer tid til sosiale interaksjoner som trusselposisurer og jaging når tettheten blir stor.

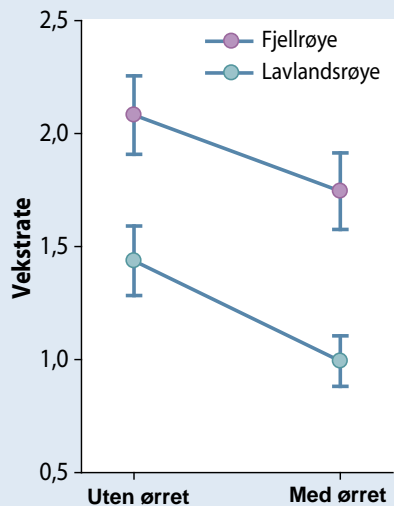
Fiskens diett ved forsøksslutt (siste måltid) besto mest av små krepsdyr, og varierte lite mellom de ulike innhegningene. Fisketettheten hadde således liten påvirkning på næringsvalget. I alle innhegningene var det negativ sammenheng mellom fiskens størrelse og dens vekst og veksteffektivitet. Smårøya var mindre påvirket av økt tetthet enn større individer. De små røyenes konkurransefortrinn fremfor de større så ut til å skyldes at de små fiskene var mer effektive til å beite på små krepsdyr, og at større fisk ved dominans ikke greier å sloss seg til fortrinn.

### Konkurranse mellom røye og ørret

Mange av våre fiskevann har flere fiskearter, og kombinasjonen ørret og røye er spesielt vanlig. I slike innsjøer lever ofte ørreten på grunt vann der den spiser store bunndyr og overflateinsekter. Røya lever gjerne på dypere vann og har en diett bestående av små bunndyr og krepsdyr. Om sommeren går røya ut i de frie vannmasser og beiter krepsdyrplankton. Denne forskjellen mellom røye og ørret kan skyldes minst to forhold. For det første kan det være en direkte effekt av konkurranse mellom artene, slik at røya fortrenses fra grunnområdene av ørreten. For det andre kan det være en effekt av konkurranse mellom artene over tid. Individene gjør det de er best til på grunn av tidligere konkurranse. I så fall har røyebestandene utviklet seg til å konkurrere minst mulig med ørret, og på den måten sparer de energi.

Vi gjorde derfor et nytt forsøk der vi sammenliknet hvordan to røyebestander med ulik bakgrunn reagerte på konkurranse fra ørret. Den ene røyestammen var fra Våvatn (300 m o.h.) like oppstrøms Songsjøen, der fisken lever sammen med ørret. Den andre røyestammen, fra Øvre Nonshøtjønn i Oppdal (1004 m.o.h.), ble satt i dette fjellvannet ved begynnelsen av forrige århundre (ca. 1910), og har med unntak av en utsetting av stor ørret de senere årene, vært eneste fiskeart i tjernet siden utsettingene. Et prøvefiske i 2001 bekreftet at ørretbestanden i Øvre Nonshøtjønn var svært fåtallig og at ørret ikke formerer seg der. Vi kjenner ikke bakgrunnen til Nonshørøya, men antar at den kommer fra en bestand som levde sammen med ørret. De to røyestammene blir heretter kalt lavlandsrøye og fjellrøye. Vi brukte fire innhegninger med hver av de to røyestammene, totalt åtte. I alle innhegningene satte vi ut 15 røye, og i halvparten av innhegningene ble det i tillegg satt ut ni ørret. Forsøket strakte seg over 40 dager.

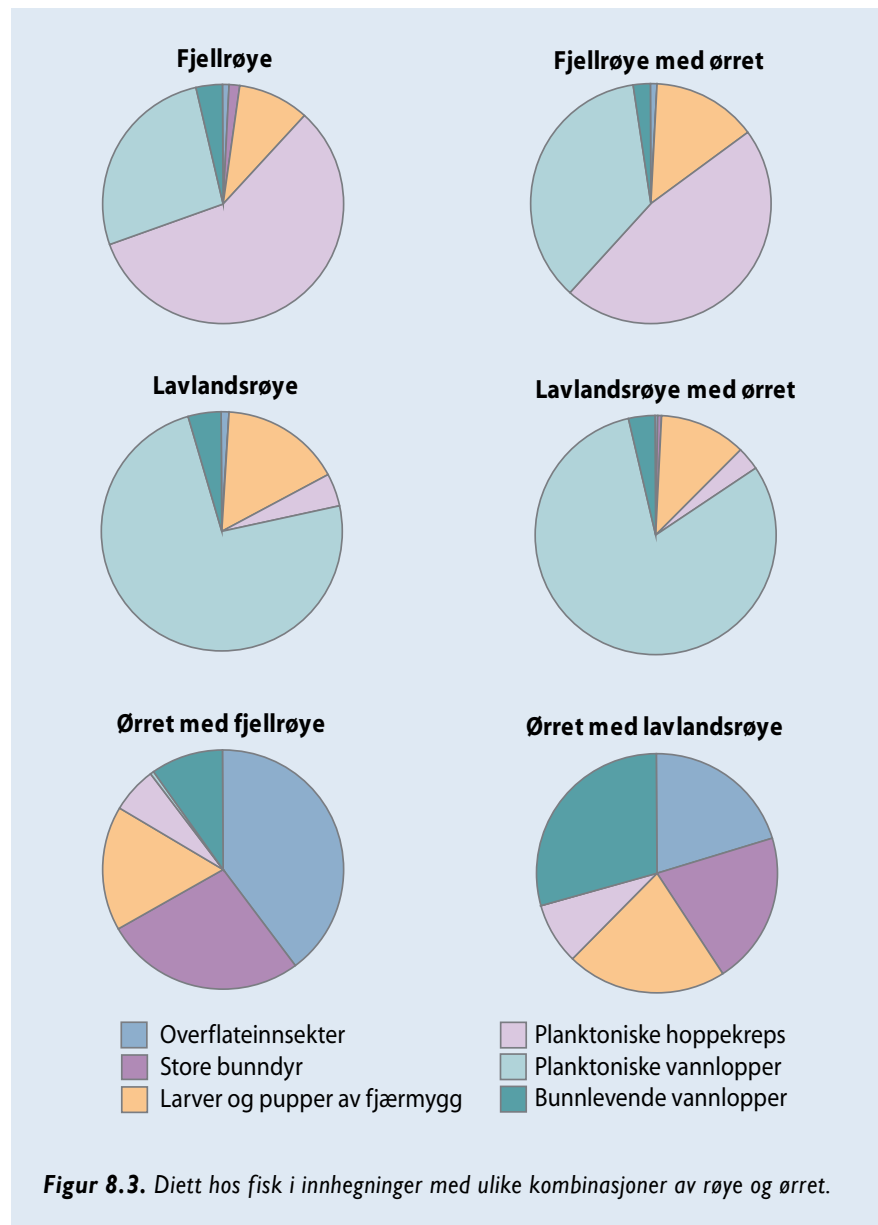
Veksten hos røye i innhegninger sammen med ørret var lavere enn i innhegninger med bare røye (Figur 8.2). Lavlandsrøya ble sterkere påvirket av konkurransen med ørret enn fjellrøya. Dette var noe overraskende idet vi ventet at fjellrøya skulle konkurrere sterkere med ørret om matressursene i strandsonen siden denne bestanden over lang tid hadde utviklet seg uten nærvær av ørret. Nedgangen i vekstrate hos røyer som ble utsatt for konkurranse med ørret var henholdsvis 30 % og 16 % for lavlandsrøye og fjellrøye. Økningen i antall fisk pr. innhegning fra 15 fisk (røye alene) til 24 fisk (røye med ørret) tilsier ut fra vårt forsøk med tettehtsavhengig vekst hos røye, at gjennomsnittlig vekstrate skulle avta med 16 % mellom disse to behandlingene (hvis det var ekstra røyeindivider vi hadde satt ut i innhegningene). I vårt forsøk synes derfor konkurransen fra et ørretindivid omtrent å tilsvare konkurranse fra et ekstra røyeindivid.



**Figur 8.2.** Vekst (størrelseskorrigert vekstrate) hos fjellrøye og lavlandsrøye i innhegninger med og uten ørret. Verdiene er gjennomsnittsverdier ( $\pm$  standardfeil) for all fisk som ble gjenfanget i forsøket.

Røyenes diett ved forsøksslutt (siste måltid) var svært lik i innhegninger med og uten ørret. De to artene syntes i liten grad å konkurrere om de samme matressursene. Røya spiste mest små krepssdyr, mens ørreten tok bunnlevende insektlarver og overflateinsekter (Figur 8.3). Begge artene spiste noe larver og pupper av fjærmygg. Den negative virkningen av ørret på røyas tilvekst skyldes antakelig at ørret er en aggressiv fiskeart som sloss både med artsfrender og andre fiskearter om mat og plass.

De to røystammene hadde ulik diett ved slutten av forsøket. Fjellrøya hadde spist vesentlig flere store hoppekreps (arten *Heterocope saliens*) og færre vannlopper enn lavlandsrøya. *Heterocope* utgjorde et vesentlig innslag i dyreplanktonsamfunnet under forsøksperioden. At fjellrøya utnyttet denne matressursen mens lavlandsrøya i stor grad unngikk disse byttedyrene, kan være en årsak til at veksten var bedre hos



**Figur 8.3.** Diett hos fisk i innhegninger med ulike kombinasjoner av røye og ørret.

fjellrøye i innhegningene. Diettforskjellen førte til større nyinfeksjon av bendelmark (*Diphyllobothrium* sp.) i fjellrøye enn i innlandsrøye. Parasitten overføres med hoppekreps.

### Konklusjon

Små røye var mindre påvirket av økt tetthet enn større røye. De små røyenes fortrinn fremfor de større så ut til å skyldes at de små fiskene var mer effektive til å beite på små krepssdyr, og at større fisk ikke greier å slå seg til fortrinn. Hvis formålet er

å bedre tilveksten til småfallen røye, er det derfor viktig å tynne blant de små fiskene.

Forsøket med konkurranse mellom røye og ørret tyder på at artene har utviklet forskjellig næringsvalg. Små røye fra slike bestander gjør det best på en diett av små krepssdyr, og vil hovedsakelig spise dette framfor større bunndyr selv om ørret ikke er tilstede. Overraskende nok synes røye som har levd uten særlig påvirkning av ørret i nær hundre år fremdeles å besitte disse egenskapene.



Foto: Bjørn Ove Johnsen



# 9. Ingdalselva - et vassdrag med nyeetablert laksebestand

Bjørn Ove Johnsen og Nils Arne Hvidsten

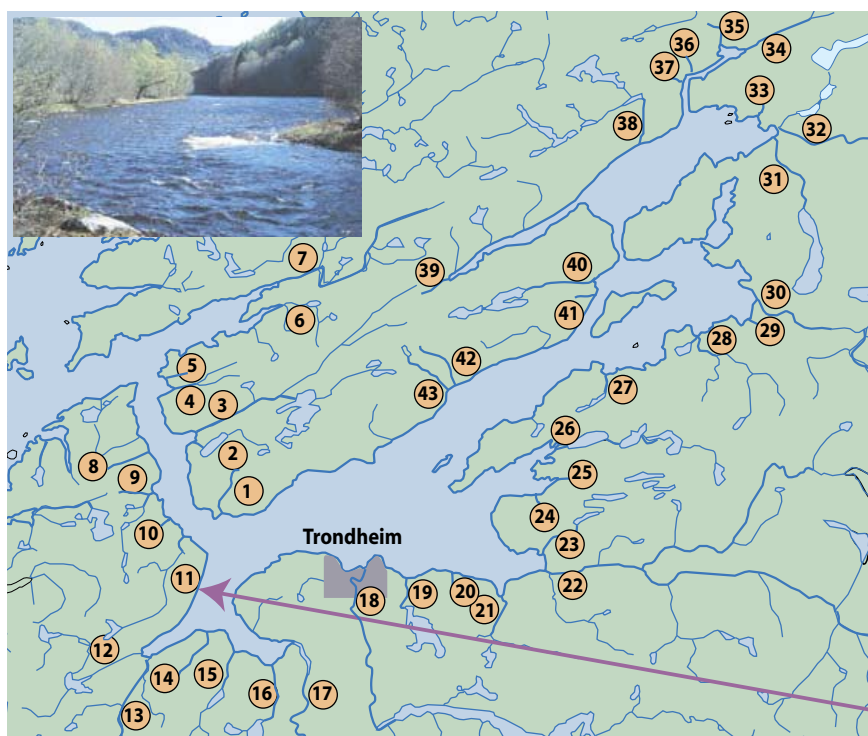
*Fordelingen av gytegrøper kan være mer begrensende for avkomproduksjonen hos laks enn antallet gytegrøper. Dette ble demonstrert ved utsetting av mellom 5 og 75 laksehunner i Ingdalselva i Sør-Trøndelag. Laksungene begrenset aureproduksjonen i elva når samlet tetthet var høy. Flom og isgang vinterstid kan føre til spredning av laksungene i elva og påvirke beregninger av vinteroverlevelsen. Disse resultatene er framkommet etter forskning i det tidligere laksetomme vassdraget.*

Ingdalselva som renner ut i Trondheimsfjorden 25 km vest for Trondheim (Figur 9.1), hadde opprinnelig stasjonær aure, trepigget stingsild og innslag av ål. En 13,5 m høy foss (Ingdalsfossen) like ovenfor flo-

målet, hindrer laksens oppgang i vassdraget. Ovenfor Ingdalsfossen er hovedelva (Ingdalselva) ca. 5,4 km lang før den deler seg i to greiner: Sæterelva og Langengelva. I Sæterelva kan fisk vandre opp 1,1 km til



Foto: Randi K. Johnsen



Ingdalssæterfossen. I Langengelva kan fisk fortsette opp til Sagfossen, en strekning på 5,9 km. Til sammen er det ovenfor Ingdalsfossen en elvestrekning på 12,4 km der fisk kan vandre fritt. I perioden 1994 – 2004 ble det til sammen utsatt 718 gytelaks i vassdraget. Vi har tidligere studert laksens gyting og laksungenes spredning fra gyteområdene (NINA temahefte 18, 2002). I oppfølgingsprosjektet har vi nå (2001 – 2004) undersøkt om:

- Bestandsstørrelsen hos laks er påvirket mer av fordelingen av gytegrøper enn av antall gytegrøper?
- Tettheten av aureunger ble redusert ved introduksjon av laks?
- Hvor mange laksunger som overlever vinteren?

**Figur 9.1.** Trondheimsfjorden har 43 vassdrag med forekomst av laks. Ingdalselva (nr.11) ligger ca. 25 km vest for Trondheim. Øverst t.v.: parti fra Ingdalselva 250 m oppstrøms Ingdalsfossen.



**Figur 9.2.** Parti fra øvre deler av Langengelva i Husdalen. Foto: Bjørn Ove Johnsen.

### Er fordelingen av gytegroper hos laks viktigere enn antall gytegroper?

Undersøkelsen viste at 20 hunner ga like mange yngel året etter som 75 hunner, til tross for at de 75 hunnene la fire ganger så mange egg. De 20 hunnene fordelte gytegroperne sine mer jevnt utover elvestrekningen enn de 75 hunnene, og dette var antakelig den viktigste årsaken til forskjellen i relativ forplantningssuksess.

Dette resultatet fant vi i de øverste 3 km av Langengelva i Husdalen. Elvestrekningen har et fall på mellom 5 og 10 m og varierer fra stilleflytende områder med sand og grus i de nedre og midtre delene, til mer rasktflytende strekninger med steinbunn i den øvre delen (**Figur 9.2**).

Her satte vi ut 75 hunnlaks med lengde mellom 43 – 91 cm i 2001, 5 hunnlaks med lengde 47 – 54 cm i 2002 og 20 hunnlaks med lengde 43 – 85 cm i 2003. Antallet hannlaks som ble satt ut de tre årene var henholdsvis 68, 5 og 10.

Elvestrekningen var på forhånd inndelt i delområder på ca. 25 m lengde som var merket i terrenget. Etter gytingen ble gytegroper kartlagt og sommeren etter ble hver 25 m – strekning fisket med elektrisk fiskeapparat og yngeltettheten beregnet.

### Gytegroper og eggtetthet

Det var klar sammenheng mellom antall hunnlaks som ble satt ut og antall gytegroper som ble funnet. I 2001 fant vi 87 gytegroper etter de 75 hunnlaksene. I 2002 fant vi 10 groper etter de fem hunnene og i 2002 ble det satt ut 20 hunnlaks og funnet 30 gytegroper.

De ti gytegroperne som ble funnet i 2002 var fordelt på fem 100 m – strekninger. De 30 gytegroperne som ble påvist i 2003 fordelte seg på fjorten 100 m - strekninger og de 87 gytegroperne som ble funnet i 2001 fordelte seg på tjuetre av de tretti 100 m – strekningene. På seks 100 m – strekninger (D, E, F, I, L, Q på **Figur 9.3**), ble det ikke påvist gyting i noen av de tre årene.

På de fleste av disse strekningene er elva stilleflytende, og bunnssubstratet består av silt og sand.

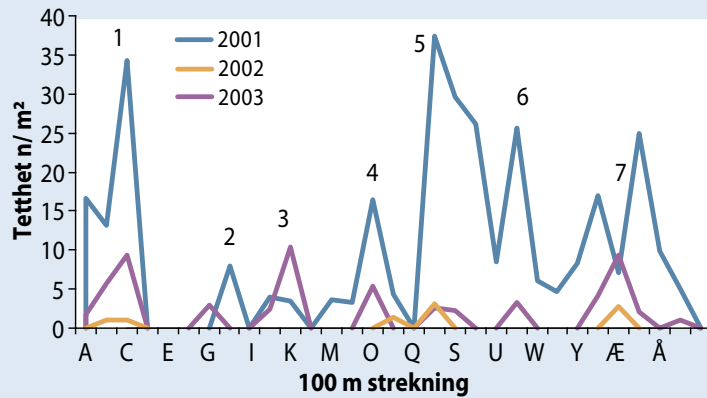
På grunnlag av hunnens størrelse beregnet vi samlet antall egg som var lagt det enkelte år. I 2001 gyttte fisken 264.800 egg, i 2002 var det 12.200 egg og i 2003 ble det lagt 65.300 egg. Gjennomsnittlig eggtetthet for hele elvestrekningen ble beregnet til 10,6 egg/m<sup>2</sup> i 2001, til 0,3 egg/m<sup>2</sup> i 2002 og til 2,3 egg/m<sup>2</sup> i 2003.

Variasjonen i eggtetthet mellom de enkelte 100 m – strekningene var svært stor i 2001 da antallet utsatte hunner var høyest, mindre i 2003 og minst i 2002 da antallet utsatte hunner var lavest. Beregnet eggtetthet pr. 100 m – strekning viste imidlertid det samme mønster de tre årene til tross for at antallet egg som var lagt var svært forskjellig. Til sammen sju områder (**Figur 9.3**) pekte seg ut som områder med relativt sett høye eggtettheter. I 2003 var de sju områdene klart atskilt med "topper" i kurven for beregnet eggtetthet på 100 m – strekningene C, G, K, O, S, V og Æ (**Figur 9.3**). I 2002 ble det lagt svært få egg, men topper i kurven for eggtetthet ble funnet på eller like ved fire av disse 100 m – strekningene (B-C, P, R og Æ). Ved gytingen i 2001, da antallet hunnlaks var 75, var det betydelig overlapp mellom områdene 5, 6 og 7, men "toppene" i kurven for eggtetthet var også dette året like ved de samme 100 m – strekningene som de to øvrige årene (C, H, J, O, R-S, V og Z – Ø). Dette tyder på at når antallet hunner økte, ble gytegroperne spredt over et større område, men ikke mer enn at hovedtrekkene i mønsteret i eggtetthet var omtrent som i år med færre hunner (**Figur 9.3**). Laksehunnene syntes således å foretrekke enkelte områder og unngå andre.

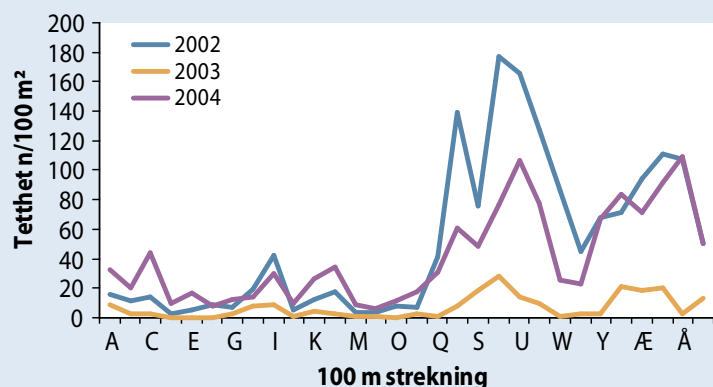
### Yngel og yngeltetthet

Vi beregnet mengden laksyngel til 12.800 i 2002, 2.400 i 2003 og 12.900 i 2004. Det var like mye yngel i 2004 som i 2002 til tross for at den første gruppen ble produ-

**Figur 9.3.** Beregnet egg-tetthet av laks etter gytingene i 2001, 2002 og 2003 for hver 100 m strekning av Langengelva i Husdalen.



**Figur 9.4.** Tetthet av 0+ laks i august 2002, 2003 og 2004 for hver 100 m strekning av Langengelva i Husdalen.



sert fra fire ganger så mange egg. Den lave egg-tettheten i 2002 (0,3 egg/m<sup>2</sup>) ga bare 1/5 av yngelmengden sammenlignet med de to andre årene. Overlevelsen fra egg til yngel ble beregnet til å være i underkant av 20 % både for 2003- og 2004 – årsklassene og til noe under 5 % for 2002 – årsklassen.

Gjennomsnittlig yngeltetthet for hele elvestrekningen var høyest i 2002 (51,4/100 m<sup>2</sup>), nest høyest i 2004 (40,8/100 m<sup>2</sup>) og lavest i 2003 (7,0/100 m<sup>2</sup>). Den noe høyere yngeltettheten i 2002 enn i 2004 skyldtes at vannføring og vanddekt areal var minst i 2002.

Mønsteret i yngeltetthet på 100 m - strekningene var i grove trekk det samme alle tre årene. Tettheten var høyest på strekningene T – U og Z – Å og lavest på strekningene D – F og M – N (Figur 9.4).

### Reduseres tettheten av aureunger ved introduksjon av laks?

Vi gjennomførte årlige ungfiskundersøkelser i Ingdalselva før og etter introduksjonen av laks. På 10 stasjoner som er undersøkt i 10 (2 stasjoner) – 15 år (8 stasjoner), og hvor det gjennomgående var lave tettheter av laksunger, ble det ikke registrert nedgang i tettheten av aureunger på noen enkeltstasjon i løpet av perioden. Antall stasjoner ble utvidet gradvis fra og med 1996, og i de tilfellene der den samlede tettheten av laks- og aureunger var > 25 /100 m<sup>2</sup>, avtok tettheten av aureunger med økende tetthet av laksunger.

Utsettingen av gytelaks i Ingdalselva ga store bestander av årsyngel nær utsettingsstedene. Men siden utsettingsstedene varierte fra år til år, forandret også tettheten av laksunger (> 0+) seg både mellom

elvestrekninger i et enkelt år og mellom år på den enkelte elvestrekning. Siden unge til laks og aure (Figur 9.5) konkurrerer om plass og næring, stilte vi spørsmålet: Har introduksjonen av laksunger påvirket tettheten av aureunger i vassdraget?

Fra og med 1990 ble det gjennomført årlige ungfiskundersøkelser på åtte elfiske stasjoner i vassdraget, og i 1995 ble antallet utvidet til ti stasjoner. På de seks stasjonene i hovedelva har vi bare noen få ganger funnet middels (10 – 20/100 m<sup>2</sup>) tetthet eller betydelig (> 20/100 m<sup>2</sup>) tetthet av laksunger (Figur 9.6). Det ble ikke påvist nedgang i tettheten av aureunger som følge av lakseutsettingene på noen av disse stasjonene.

På stasjon 7 i Sæterelva ble det funnet middels tetthet (18,4/100 m<sup>2</sup>) av laksunger i ett år og lave tettheter (1,2 – 5,6) i fire år (2001



**Figur 9.5.** Laksunge (nederst) og aureunge (øverst). Foto: Bjørn Ove Johnsen.

– 2004). På stasjon 8 nederst i Langengelva, ble det ikke funnet laksunger i de første åtte årene, men i lave tettheter (1,1 – 9,2) de siste sju årene. På stasjon 9, som ligger i Husdalen i øvre deler av Langengelva, er det registrert laksunger i fire av de ti årene. Det var betydelig (20,1 – 36,6/100 m<sup>2</sup>) tetthet i to av årene (2001, 2003), middels (12,0/100 m<sup>2</sup>) tetthet i ett år (2004) og lav (9,1/100 m<sup>2</sup>) tetthet i ett år (2002). På stasjon 10, som også ligger i Husdalen, er det registrert laksunger i fire av 10 år og i betydelige (31,5 – 53,4/100 m<sup>2</sup>) tettheter i alle fire årene (**Figur 9.7**). Det ble heller ikke påvist nedgang i tettheten av aureunger som følge av lakseutsettingen på noen av disse stasjonene over den undersøkte 10-årsperioden. Dette kan delvis skyldes at tettheten av laksunger enten har vært lav, eller har vært middels eller betydelig bare i korte perioder. Vi har bare en stasjon (st. 10) med betydelig tetthet av laksunger i så mange som fire år på rad. Der har det tilsynelatende vært nedgang i auretetheten (**Figur 9.7**), men reduksjonen er ikke signifikant. De viktigste årsakene til at vi ikke kan se noen effekt på aurebestanden av lakseut-

settingene, er sannsynligvis mangel på virkelig konkurranse. Tettheten av laksunger har med noen få unntak vært lav, samtidig som tettheten av aureunger også har ligget på et relativt lavt nivå. Det har således vært god plass til begge artene i de fleste tilfellene.

Fra og med 1996 økte vi gradvis antall elfiskestasjoner til 33, og de siste tre årene har alle stasjonene blitt fisket hvert år. Fra perioden 1990 – 2004 har vi til sammen 263 tetthetsestimater av laks og aure fra hele vassdraget. Dermed kan vi undersøke nærmere de tilfellene der tettheten av aure og laks til sammen nærmer seg vassdragets antatte bæreevne, og konkurransen mellom artene blir reell. Dersom vi bare ser på de 39 tilfellene der tettheten av laks og aure til sammen var høyere enn 25/100 m<sup>2</sup> og tettheten av laksunger > 0/100 m<sup>2</sup>, finner vi en negativ sammenheng mellom tettheten av aureunger og tettheten av laksunger (**Figur 9.8**).

Dette betyr sannsynligvis at tettheten av laksunger har negativ innflytelse på tettheten av aureunger når det er et betydelig

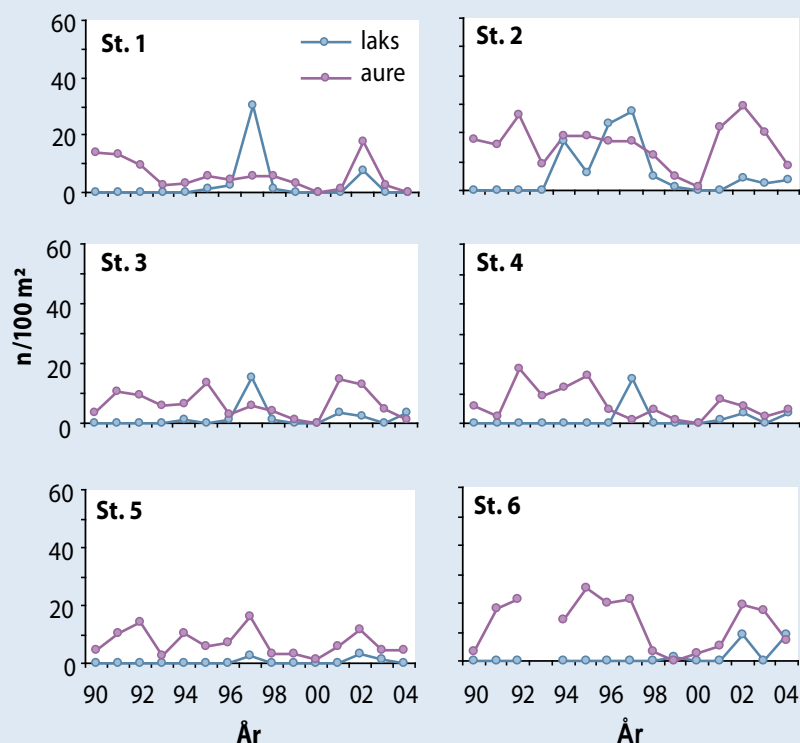
antall fisk tilstede og motsatt. Antallet kan være der vassdragets næringsbegrensning begynner å virke negativt på artenes overlevelse.

### Hvor mange laksunger overlever vinteren?

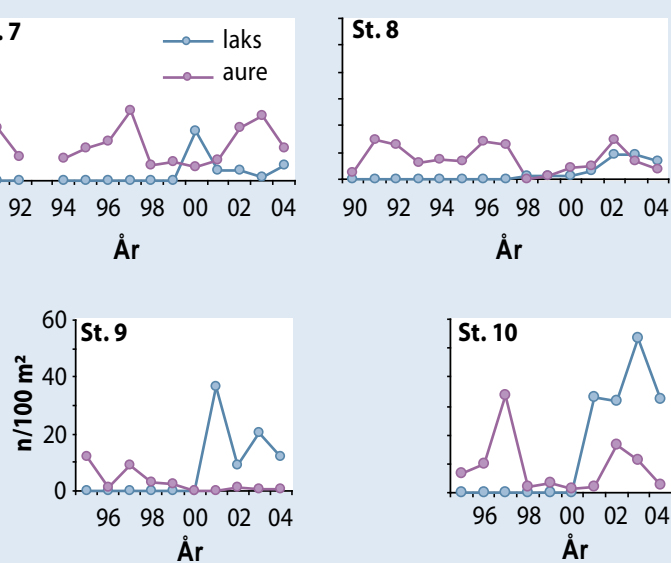
Tre årsklasser av ensomrige laksunger utsatt i oktober, ga en beregnet gjenfangst året etter på henholdsvis 16, 26 og 36 % innenfor en kontrollstrekning ved utsettingsstedet. Gjenfangsten var resultat av både dødelighet og utvandring fra området. For den ene årsklassen som hadde svært liten eller ingen utvandring, var vinteroverlevelsen følgelig ca. 36 %.

Flom og isgang er faktorer som kan ha stor betydning for vinteroverlevelse hos fiskunger i elver. I Ingdalselva forekommer flom og isgang vanligvis en eller flere ganger hver vinter. Når dette inntreffer, kan store steinblokker bli flyttet mange meter, og vi vet fra tidligere undersøkelser i Ingdalselva at flom og isgang kan spre laksunger nedstrøms. Vi vet imidlertid lite om hvor mange laksunger som overlever under slike forhold.

**Figur 9.6.** Tetthet ( $n/100\text{ m}^2$ ) av laks- (blå kurve) og aureunger (rosa kurve) på stasjon 1 – 6 i Ingdalselva i perioden 1990 – 2004.



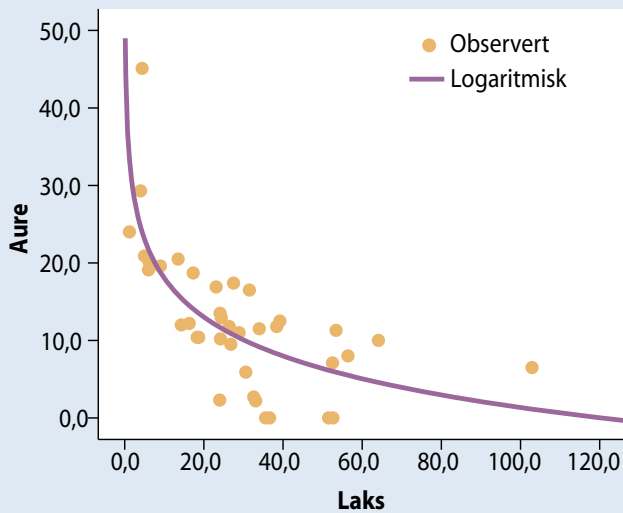
**Figur 9.7.** Tetthet ( $n/100\text{ m}^2$ ) av laks- (blå kurve) og aureunger (rosa kurve) på stasjon 7 (Sæterelva), stasjon 8 (Langengelva) i perioden 1990 – 2004 og på stasjon 9 og 10 i Langengelva i Husdalen i perioden 1995 – 2004.



For å undersøke dette nærmere satte vi ut 1000 ensomrige settefisk på et område i Langengelva ca.450 m før den løper sammen med Sæterelva og danner Ingdalselva. Denne strekningen er blant de bratteste i vassdraget, og deler av strekningen har en fallgradient på 2,9 cm/m. Bunnsubstratet er storsteinet med stort innslag av steinblokker (Figur 9.9).

Undersøkelsene ble gjennomført i tre år, og det ble foretatt utsetning i 2001, 2002 og 2003. Fisken var oppdrettet ved A.S. Settefiskanlegget Lundamo og var merket ved finnekling. Fiskens gjennomsnittslengde var 73 mm (2001), 76 mm (2002) og 67 mm (2003). Utsetningen foregikk hvert år i oktober like før isen la seg på elva, og fisken ble satt ut samlet på

samme sted hvert år. Året etter (primo juni 2002, 2003 og primo august 2004) ble en strekning ved utsetningsområdet kontrollfisket med elektrisk fiskeapparat. Denne kontrollstrekningen var begrenset nedstrøms av samløpet med Sæterelva, og oppstrøms av så langt det ble funnet utsatt fisk. Strekningen var inndelt i 25 m - strekninger hvorav noen ble fisket over



**Figur 9.8.** Forholdet mellom tettheten av aureunger og laksunger (> 0+) i 39 tilfeller i Ingdalselva hvor tettheten av laks og aure til sammen var høyere enn 25/100 m<sup>2</sup> og tettheten av laksunger > 0/100 m<sup>2</sup>. Tettheten av aure = 34,738 - 7,251 ln (tettheten av laks), r<sup>2</sup> = 0,55, p = 0,000.



**Figur 9.9.** Parti fra Langengelva. Foto: Bjørn Ove Johnsen.

tre ganger for å beregne fangsteffektivitet. Bestanden av settefisk som befant seg på kontrollstrekningen ble beregnet ved hjelp av utfangstmetoden. Forsøket ble gjennomført etter samme opplegg i tre år. I tillegg til dette undersøkte vi antall settefisk på 15 stasjoner (A – O i **Figur 9.11**), som lå spredt med 300 – 500 m mellomrom på den 5,5 km lange strekningen av Ingdalselva nedstrøms utsetningsområdet.

Bestanden av settefisk som befant seg på kontrollstrekningen i Langengelva ble beregnet til 158 i 2002, 363 i 2003 og 255 i 2004 (**Figur 9.10**).

En del av settefisken vandret nedstrøms fra kontrollstrekningen, men antallet varierte betydelig mellom de ulike årene (**figur 9.11**). I 2002 ble det fanget 13 settefisk, i 2003 ingen og i 2004 ble det fanget fem settefisk nedenfor kontrollstrekningen. I 2002 ble 12 av de 13 settefiskene fanget på de fire stasjonene som ligger nærmest Langengelva (st. A – D). I 2004 ble tre av fem settefisk fanget på stasjon A nærmest Langengelva. I 2003 ble det ikke fanget noen settefisk på de 15 stasjonene.

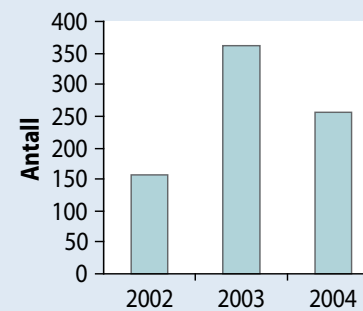
Bruker vi gjenfangsttallene innenfor kontrollstrekningen som et uttrykk for sette-

fiskens overlevelse, var overlevelsen for de tre årsklassene 16 % (2001 – årsklassen), 36 % (2002 – årsklassen) og 26 % (2003 – årsklassen). Disse tallene er imidlertid minimumstall siden det både for 2001- og 2003 - årsklassene ble funnet settefisk lengre nede i elva.

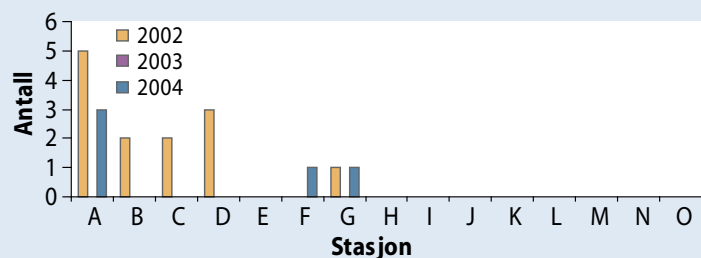
Fangsten av settefisk på de 15 stasjonene i Ingdalselva viser at det foregår spredning nedover i elva. Observasjonene av 2001 – årsklassen tyder på sammenhengende bestand av settefisk på en elvestrekning på ca. 1,1 km lengde. Det er imidlertid vanskelig å ha noen klar formening om hvor mange settefisk som befant seg på denne strekningen, da antallet settefisk som ble fanget på de fire stasjonene var lavt, og kan ha vært influert av tilfeldigheter. Arealet av de fire stasjonene utgjør mindre enn 3 % av det samlede vanddekte arealet på strekningen, og det er vanskelig å vite hvor representative stasjonene er for hele arealet. Men vi kan slå fast at det hadde foregått en betydelig nedstrøms spredning av 2001 – årsklassen.

Det ble ikke fanget noen individer av 2002-årsklassen på de 15 stasjonene i Ingdalselva, og dette indikerer svært liten eller ingen nedstrøms spredning av denne årsklassen. For 2003-årsklassen fikk vi et midlere resultat med tre individer på den stasjonen som ligger nærmest kontrollstrekningen og to individer lengre nede i elva.

**Figur 9.10.** Beregnet antall settefisk på kontrollstrekningen i Langengelva i 2002, 2003 og 2004.



**Figur 9.11.** Antall settefisk fanget på 15 stasjoner i Ingdalselva i 2002, 2003 og 2004.



Beregnet vannføring for Ingdalselva (grunnlagsdata 133.7 Krinsvatn) indikerer at 2001 – årsklassen var utsatt for flere flommer i den første tiden etter utsetting, enn de to andre årsklassene. I 2001 var det i perioden fra utsetting til 31. desember til sammen 20 dager med døgnmiddelvannføring  $> 10 \text{ m}^3/\text{s}$ . I 2002 var det i samme periode bare tre dager med døgnmiddelvannføring  $> 10 \text{ m}^3/\text{s}$ , og i 2003 var det 13 dager med slik vannføring i den samme perioden. Vi mener at vannføringen i de første månedene etter utsetting, kan påvirke hvor mange fisk som vandret nedstrøms fra utsetningsområdet.

2001 – årsklassen av settefisk ga lavest gjenfangst (15,8 %), men hadde samtidig høyest grad av nedvandring fra kontrollstrekningen. Tilsvarende hadde 2002 – årsklassen av settefisk høyest gjenfangst (36,3 %), og liten eller ingen nedvandring. 2003 – årsklassen av settefisk var intermediær mellom disse både med hensyn til gjenfangst (25,5 %) og grad av nedvandring. Det var

med andre ord en negativ sammenheng mellom antall fisk som ble gjenfanget på kontrollstrekningen, og antall fisk som ble fanget nedstrøms kontrollstrekningen.

På bakgrunn av resultatene antar vi at 2002-årsklassen hadde en vinteroverlevelse på ca. 36 %. For de to øvrige årsklassene vet vi at vinteroverlevelsen var minimum 16 % (2001 – årsklassen) og 26 % (2003 – årsklassen), og at den sannsynligvis var betydelig høyere for 2001 – årsklassen.

### Ny viten

Fordelingen av gytegrøper var mer begrensende for avkomproduksjonen enn antallet gytegrøper ved de laksetettheter som ble testet i Ingdalselva. Overført til andre laksevassdrag betyr dette at beskatningen bør legges opp slik at gytebestanden, når fisket er over, blir mest mulig jevnt fordelt langs hele elvestrengen. På sikt gir dette de mest optimale forholdene for produksjon og høsting.

Laksungene begrenset aureproduksjonen i elva når samlet tetthet var høy. Ingdalselva er relativt stri med rasktflytende strekninger der laks har konkurransemessig fortrinn sammenlignet med ørret, på grunn av sin mer strømtilpassede kroppsform. I mer stilleflytende vassdrag vil auren kunne ha en konkurransefordel på grunn av sin høyere aggressivitet.

Flom og isgang vinterstid spredde laksungene i elva og påvirket beregningene av vinteroverlevelsen. Det er lite kunnskap om vinteroverlevelse hos laksunger på bratte elvestrekninger der flom og isgang kan flytte substratet mye. Minst 36% overlevelse, som vi fant et år med liten eller ingen spredning, anser vi som høy. Gjeldende tommelfingerregel sier at vinteroverlevelsen hos eldre laksunger i elver er på 50 %.



Foto: Borja Devo



# 10. Metapopulasjoner i ferskvann: mangfold og forvaltning

Kjetil Hindar, Torveig Balstad, Terje Bongard, Ola Diserud, Kirsti Kvaløy,  
Leif Magnus Sættem og Jarle Tufto

*Ferskvannssystemet er et oppdelt miljø, der artenes sprednings- og konkurransevne påvirker deres levedyktighet. Mange ferskvannslivende arter kan beskrives som metapopulasjoner, dvs grupper av bestander som er mer eller mindre atskilte fra hverandre. Vi har studert hvordan naturlig og menneskeskapt oppdeling av leveområdet påvirker mangfoldet hos utvalgte ferskvannsorganismer, fra gen-nivå til samfunnsnivå. Undersøkelsen konkluderer med at tiltak som kan medføre oppdeling av bestandenes leveområder, må vurderes ut fra virkningen på organismesamfunn, arter, bestander og gener.*



Foto: Leif Magnus Sættem

## Ferskvannets fragmenterte natur

Mange arter har en struktur som kan beskrives som et sett av "metapopulasjoner". Dette er grupper av bestander som er delvis atskilte fra hverandre, og som kan dø ut og rekoloniseres mer eller mindre uavhengig av hverandre. Dette er særlig tilfellet hos arter som lever i oppdelte miljøer, slik som øyer eller leveområder som vi kan kalle "biologiske øyer". De biologiske øyene kan være tjern/innsjøer og bekker/elver, som mange arter opplever som en blanding av levelige steder innimellom områder der de ikke kan leve.

Artenes levedyktighet i naturlig oppdelte ferskvannssystemer bestemmes først og fremst av deres sprednings- og konkurransevne i små lokaliteter. I noen tilfeller kan organismene i spesielt gode lokaliteter (for eksempel store, produktive innsjøer eller elver) bli spredt til mindre gode lokaliteter, slik at selv sub-optimale lokaliteter har levedyktige bestander – mer eller mindre avhengig av immigrasjon. I andre tilfel-

ler kan artenes levedyktighet påvirkes av menneskeskapt oppdeling av leveområdet. For eksempel har utviklingen av landbruk ført til at tidligere sammenhengende skogområder nå består av mange små skogteiger ("øyer") som hver for seg er for små til at de kan opprettholde det opprinnelige artsmangfoldet. Tilsvarende kan vi mennesker dele opp ferskvannssystemer ved for eksempel gjenfylling av dammer og ved regulering av vassdrag. Svenske forskere har foreslått at demningene i de store elvene på den nordlige halvkule representerer et gigantisk eksperiment med oppdeling av elveøkosystemene. Andre typer menneskeskapt forandring av organismenes leveområder skan skyldes forurensning, (over)høsting av produktive bestander, eller spredning av eksotiske arter og populasjoner.

I tråd med ferskvannssystemets oppdelte natur, er mange av artene i ferskvann oppdelt i mange, genetisk ulike bestander. Genetisk sett er ørret ett av de mest opp-

delte virveldyrene vi kjenner til, der godt over halvparten av den arvelige variasjonen skyldes genetiske forskjeller mellom bestandene. Dette skyldes ikke bare at ørreten er utbredt over et stort geografisk område, men også at den på grunn av tilbakevandring til fødestedet når den skal gyte, kan danne genetisk forskjellige bestander i samme vassdrag og – til og med – samme innsjø.

For andre "arter" vil store genetiske forskjeller mellom bestandene kunne komme av dårlig taksonomisk kunnskap, dvs at "arten" i virkeligheten representerer en gruppe arter som ligner hverandre. I ferskvann har vi for eksempel begrenset kunnskap om den genetiske strukturen til virvelløse dyr. Vi vet at mange arter av ferskvannsinsekter har flyvestadier slik at individene spres mellom lokaliteter. Vi vet imidlertid lite om hvorvidt stor spredningsevne vises i bestandenes genetiske struktur.

I dette prosjektet har vi undersøkt i hvilken grad vassdragsstrukturen i Ingdalselva i Sør-Trøndelag reflekteres av det biologisk mangfoldet. Spesielt har vi sett på betydningen av sideelver og fosser for mangfoldet av virvelløse dyr, og blant bestander av ørreten. Vi har også sett på laksebestander innerst i Sognefjorden, der én stor bestand (i Lærdalselva) er truet av lakseparasitten *Gyrodactylus salaris*. Her har vi sett på den genetiske virkningen av at en tallrik og produktiv bestand reduseres, men også prøvd å se på betydningen av de små bestandene i nærheten av Lærdalselva. Den langsiktige målsettingen for arbeidet vårt er å fore-slå forvaltningsmål for arter og biologiske samfunn i fragmenterte miljøer, med vekt på ferskvann.

### Dyregrupper og problemstillinger

Vi har studert ferskvannsdyr som er forholdvis enkle å artsbestemme, og som er viktige komponenter i elveøkosystemet. For ørreten, som er toppredator i Ingdalselva, har vi undersøkt om den genetiske oppbygningen kan knyttes til vandringshindrene i de to sideelvene (Langengelva og Sæterelva). Til dette arbeidet har vi brukt korte, repetitive sekvenser i ørretens arvestoff, såkalte DNA-mikrosatellitter. Hypotesen som testes, er at det genetiske mangfoldet hos ørret er lavere ovenfor vandringshindrene, enn nedenfor.

For utvalgte grupper av virvelløse dyr har vi studert mangfoldet på samfunnsnivå på de samme lokalitetene i Ingdalselva – ovenfor og nedenfor fossene i Langengelva og Sæterelva. For tre ordener av vanninsekter, døgnfluer, steinfluer og vårfluer, har vi også studert mangfoldet på artsnivå. Vi har gjennomført en pilotstudie på genetisk nivå ved å undersøke to arter av vårfluer, *Rhyacophila nubila* og *Polycentropus flavomaculatus*, som begge er vidt utbredt i studieområdet. Genetisk variasjon er målt ved å sekvensere et område av cytochrom-b-genet i artenes mitokondrie-DNA, som vi tidligere har brukt for å beskrive genetisk mangfold hos arter av sommerfugler.

For vanninsektene ventet vi at mangfoldet ikke ville være påvirket av de samme vandringshindrene som ørret, og at eventuelle forskjeller mellom lokaliteter ovenfor og nedenfor fosser ville være et resultat av at det er satt ut laksunger som også spiser vanninsekter, nedenfor fossene. Det fins få studier av effekter av fiskepredasjon på bunndyrsamfunn. I et burforsøk i Sverige er det påvist effekt av ørretens predasjon på forekomsten av døgnfluen *Baetis rhodani*, og det er behov for å få avklart om fiskepredasjon har betydning for forekomsten av rødlistearter eller for mangfoldet av virvelløse dyr.

For å utføre testene av mangfold mellom lokaliteter, spesielt på gen-nivå, har vi utviklet en ny metode for å teste genetisk mangfold mellom populasjoner. Denne testen bygger på tidligere arbeider der fokus var å beregne og teste artsmangfold i gjentatte stikkprøver av insektsamfunn fra samme lokalitet.

I undersøkelsen av laksebestander i elvene innerst i Sognefjorden, har vi studert genetisk mangfold og menneskepåvirkinger av dette mangfoldet gjennom modellering. Her har fokus vært å undersøke i hvilken grad en sterk bestandsreduksjon i den mest produktive laksebestanden påvirker hele området (metapopulasjonens) genetikk. Dette arbeidet ble utført i samarbeid med et EU-prosjekt som hadde fokus på bruken av "føre-var-prinsippet" i internasjonal lakseforvaltning, der vi studerte genetiske konsekvenser av høsting i en metapopulasjon. Teori utviklet i den undersøkelsen, kunne anvendes på laksebestander i Sognefjorden, der *Gyrodactylus*-infeksjonen i Lærdalselva tjener som modell for "overbeskatning" av en laksebestand.

### Biodiversitet på gen- og populasjonsnivå Langengelva og Sæterelva

Sannsynligvis har ørreten kolonisert store deler av Ingdalselva ved naturlig innvand-

ring. Både i Langengelva og Sæterelva er det fosser som ørreten ikke kan forsere, og som derfor har ført til en naturlig oppdeling av ørretbestanden i vassdraget. Ørreten er en stedfast art. Det er derfor mulig at de to sideelvene har sine egne bestander, selv om fisken har mulighet til å vandre mellom dem. Ørreten kan på egenhånd ha kolonisert alle de undersøkte stedene i elva fordi øvre marine grense på 170 m i området ligger over de to fossene, Sagfossen i Langengelva (160 m over havet) og Sæterelvfossen (140 m over havet).

Ørretens genetikk varierer mellom de undersøkte lokalitetene i Ingdalselva, både i forhold til fosser og sidevassdrag. De største genetiske forskjellene fant vi mellom de to sidevassdragene. Vi fant at mellom 15-25% av variasjonen skyldtes genetiske forskjeller mellom lokalitetene (**Figur 10.1**). Til sammenlikning lå graden av forskjell mellom lokaliteter i Langengelva på 3,5-5,5%, mens den mellom to lokaliteter i Sæterelva var 1,7%. Interessant nok var forskjellen i Sæterelva ikke statistisk signifikant, selv om en foss skiller lokalitetene. I Langengelva derimot, var alle sammenlikningene signifikante selv om én av dem var mellom lokaliteter som ikke var atskilt med noen foss, men med en avstand på 6 km. Dette understøtter at ørreten er stedbundet, og at geografisk avstand fører til isolasjon mellom bestander selv om vandring mellom lokalitetene er mulig.

Vi testet også hvorvidt det var forskjeller mellom graden av genetisk mangfold i lokalitetene ovenfor og nedenfor fossene i de to sidevassdragene til Ingdalselva. En stor forskjell her ville indikert at ørreten ovenfor fossene var satt ut av mennesker, fordi en utsetting som oftest begrenser det genetiske mangfoldet. Vi fant imidlertid kun en svak, ikke-signifikant reduksjon i genetisk mangfold ovenfor fossene. Resultatet tyder på at bestandsstørrelsene er mindre ovenfor enn nedenfor fossene, og at ørreten naturlig har kolonisert områdene både ovenfor og nedenfor fossene. Hadde ørre-

ten vært utsatt, ville antakelig det genetiske mangfoldet vært mye mindre.

De to artene av ferskvannsinsekter som vi studerte genetisk, viste liten genetisk variasjon i *cytB*-genet i det mitokondrielle DNAet. Vi fant én vanlig og to sjeldne DNA-sekvenser (mtDNA-haplotyper) hos *Rhyacophila nubila* og ingen genetisk variasjon hos *Polycentropus flavomaculatus*. Det er derfor nødvendig å benytte andre genetiske markører for å beregne biodiversitet på populasjons- og gennivå hos disse artene.

### Sognefjorden

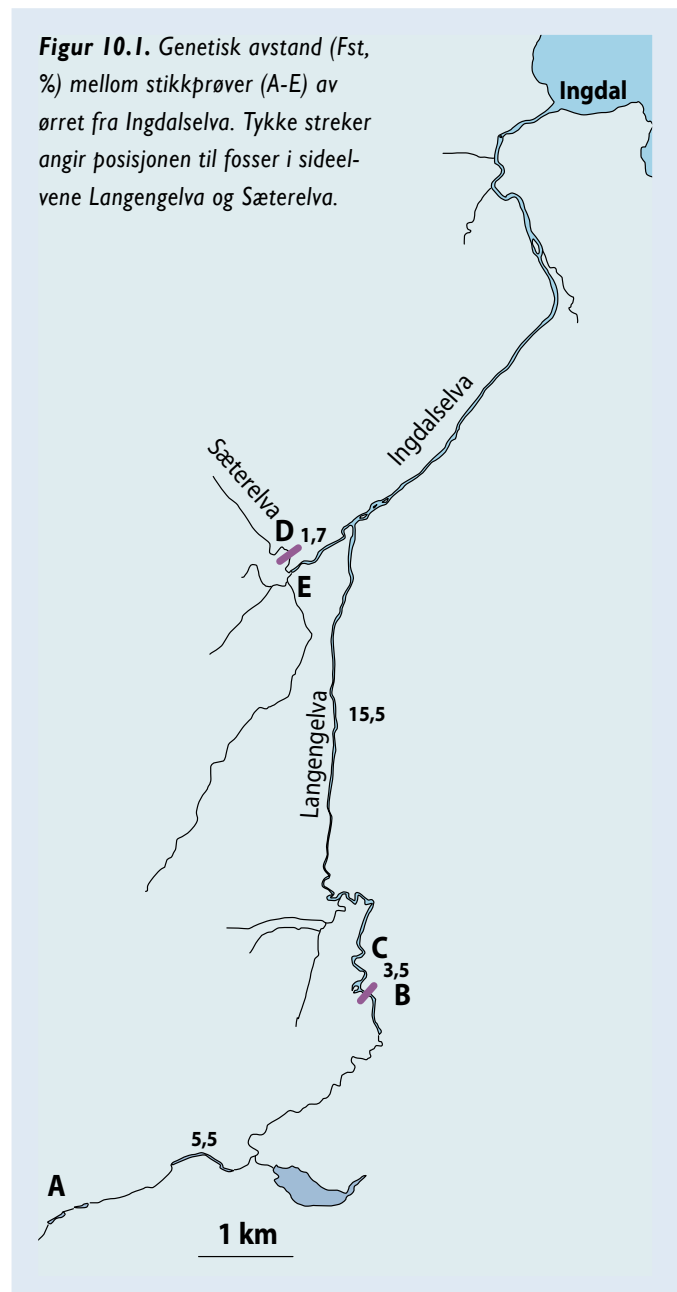
Lærdalselva har den klart største laksebestanden i Sognefjorden. Tellingene av gytebestandenes størrelse i sju elver øst for Vangsnes på 1980-tallet og beregninger av gytebestandens størrelse basert på fangststatistikken for tre andre elver, antyder at det fantes ca 850 gytelaks i disse 10 elvene (Sogndalselva, Årøyelva, Jostedøla, Mørkriselva, Fortunelva, Utlei, Lærdalselva, Aurlandselva, Flåmselva og Nærøydalselva, **Figur 10.2**), hvorav 540 tilhørte Lærdalselva. De andre elvene har mellom 10 og 60 anadrome gytelaks per år.

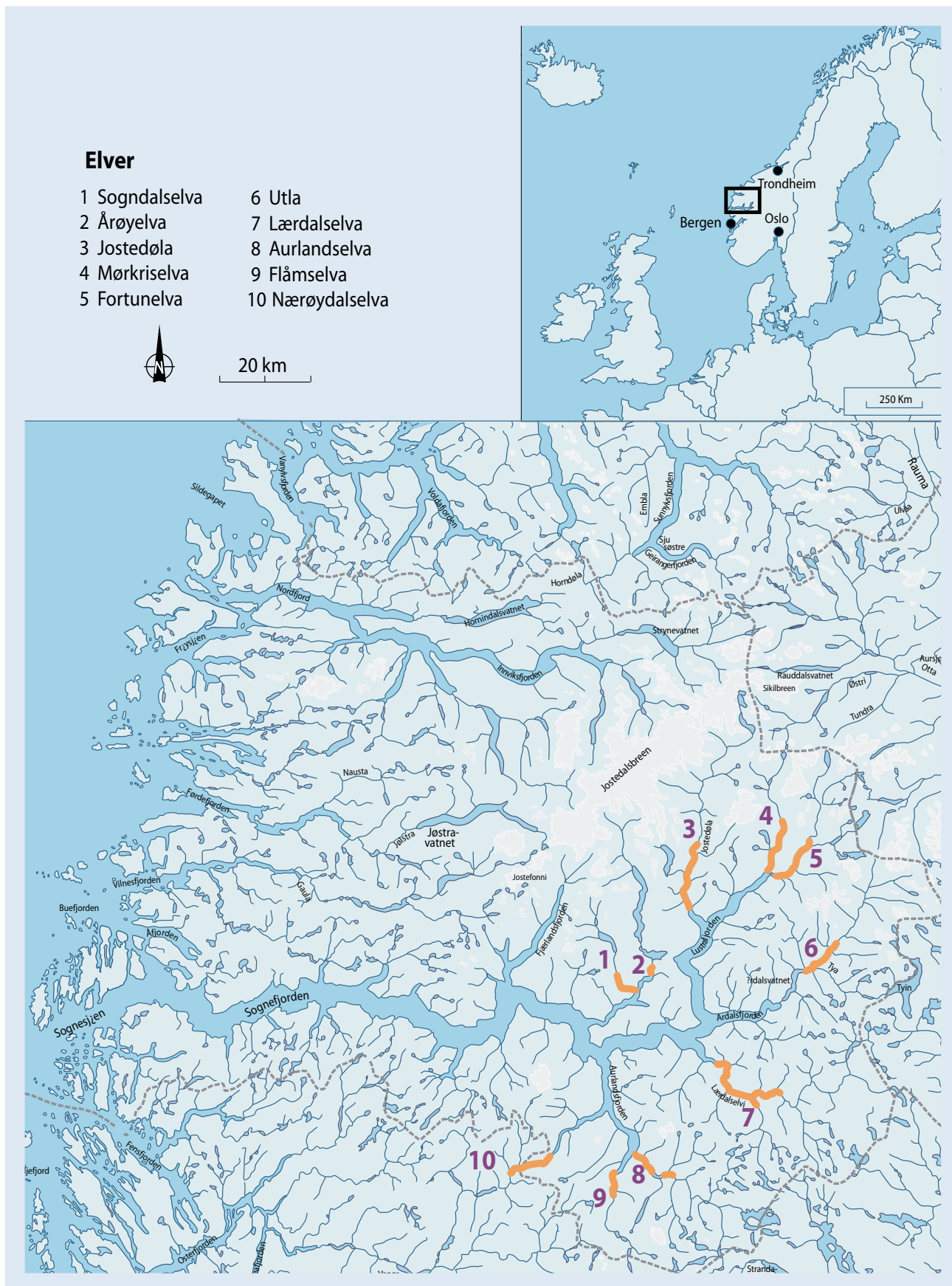
Vi vet at laksebestander kan utveksle feilvandrerere med hverandre. Merkestudier fra 1949 til 1970-tallet i regi av DVF-Fiskeforskningen antyder at feilvandringen av laks fra Lærdalselva var om lag 10%. Vi har "fordelt" disse feilvandrerne lokalt, noe som betyr at feilvandrerere fra Lærdalselva vil utgjøre en betydelig del av gytebestanden i de minste bestandene i indre del av Sognefjorden. Dette systemet av én stor og flere små laksebestander kan representere en såkalt "kilde-sluk"-metapopulasjon, der kilden (Lærdalselva) bidrar med flere gytefisk til de andre bestandene (som hver for seg utgjør et "sluk") enn de til sammen bidrar med til Lærdalselva.

Basert på et teoretisk arbeid for hvordan genetisk variasjon tapes i metapopulasjoner, har vi sett på hvordan denne metapopula-

sjonen av laks i indre del av Sognefjorden påvirkes av størrelsen på laksebestanden i Lærdalselva. Vi har antatt at de omkringliggende elvene opprettholder sine bestandsstørrelser på til sammen 310 innvandrende gytelaks. Effekten av å øke Lærdalselvas bestand fra 0 til 540 tilsier en tilsvarende økning i hele metapopulasjonens "effektive bestandsstørrelse" (**Figur 10.3**). Hele den effektive populasjonsstørrelsen på mellom 310 og 780, tilsvarende lokal populasjonsstørrelse i Lærdalselva på 0 og 540, gir et tap av genetisk variasjon på henholdsvis 0,16% og 0,06% per generasjon i hele

metapopulasjonen. Dette betyr at tapet av gytebestanden i Lærdalselva ikke gir et uakseptabelt tap av den genetiske variasjonen i metapopulasjonen i indre del av Sognefjorden. En slik konklusjon tar imidlertid ikke hensyn til at vi kan tape genetisk variasjon og tilpasninger som er spesifikke for Lærdalselva. En annen forutsetning for denne vurderingen er at parasitten ikke sprer seg til de andre elvene i indre del av Sognefjorden. Dersom det skjer, vil hele metapopulasjonen komme ned på et så lavt bestandsnivå at genetisk variasjon vil tapes relativt raskt.





Figur 10.2. Laksebestander i indre del av Sognefjorden.

Vi har også vurdert i hvilken grad de andre elvene bidrar til å opprettholde genetisk variasjon i laksebestandene i Sognefjorden. Målt som bidraget *per fisk*, viser denne vurderingen at de små bestandene bidrar mer til den totale genetiske variasjonen, enn det Lærdalselvas laks gjør. Det vil derfor være et viktig forvaltningstiltak å sikre en høy gytebestand i småelvene i indre del av Sognefjorden, spesielt når Lærdalselvas bestand er truet.

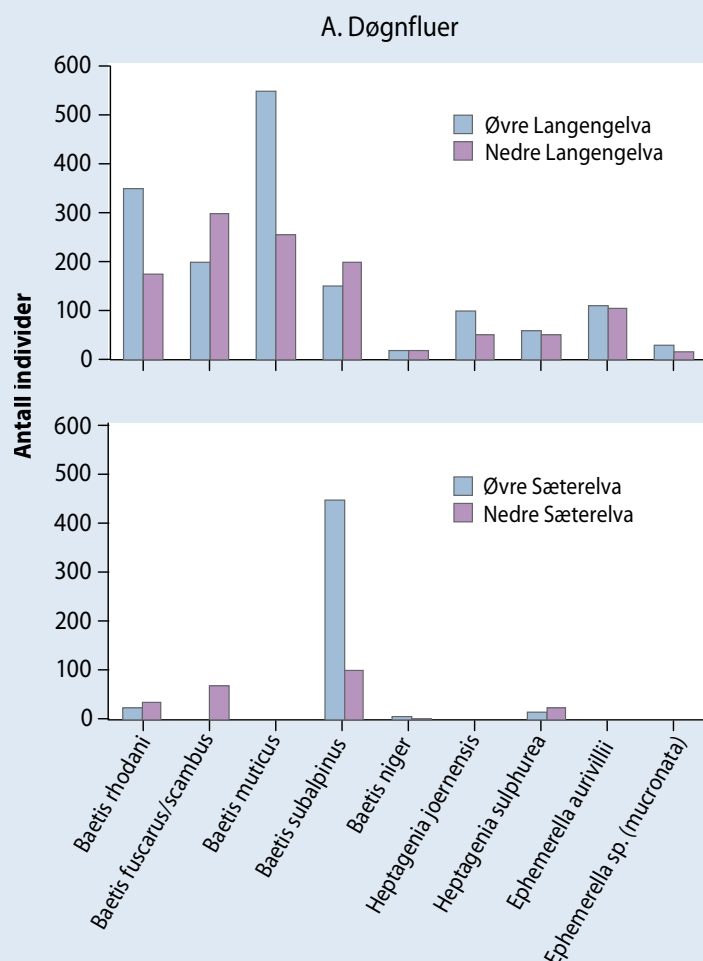
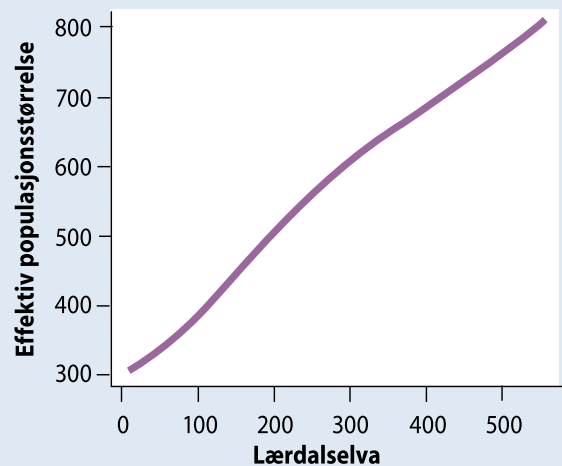
### Biodiversitet på arts- og samfunnsnivå

Mangfoldet av bunndyr ovenfor og nedenfor fossene i Langengelva og Sæterelva viser forholdsvis stor variasjon mellom stikkprøver i forekomst og/eller i artsantall (Figur 10.4). Noe av denne variasjonen kan tilskrives årstidsvariasjon. For å teste betydningen av vassdragets geografiske oppbygning og utsettingen av laksunger på mangfoldet av bunndyr, har vi slått sammen prøvene fra de ulike innsamlingsdatoene, og testet forskjellene i mangfold mellom sideelvene (Langengelva mot Sæterelva) og mellom lokaliteter ovenfor (B og D i figur 10.1) og nedenfor fossene (C og E).

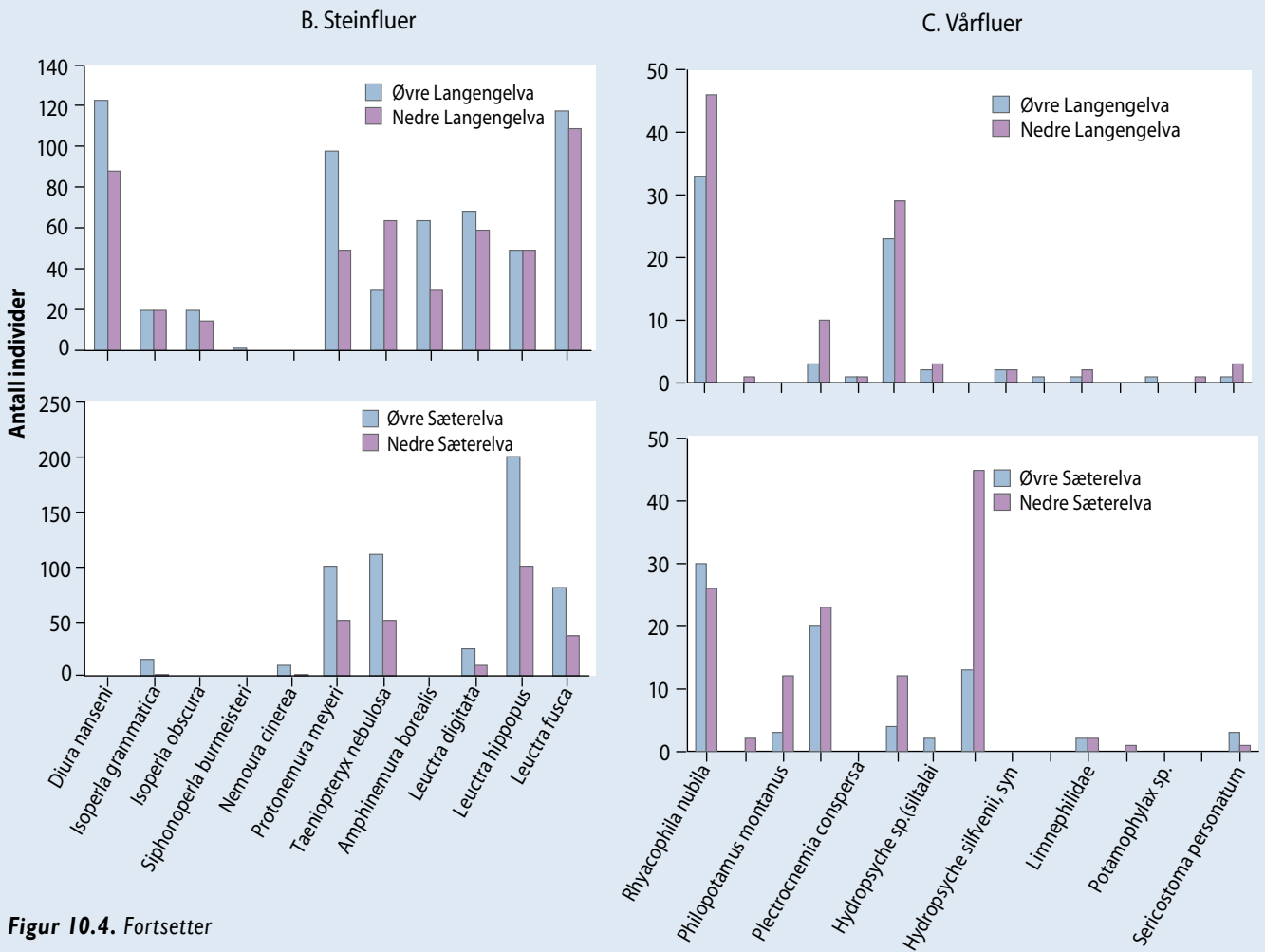
På samfunnsnivå (ordener av insekter, fåbørstemark, vannmidd og muslinger) er det signifikant høyere mangfold i Sæterelva enn i Langengelva, både målt som "rikdom" og "diversitet". Disse to målene på mangfold er påvirket av antallet grupper i stikkprøven og av forholdet mellom dem. Rikdom legger mest vekt på nærvær/fravær av grupper, mens diversitet legger mest vekt på hvor jevn andelen av hver gruppe er. Av i alt 9 ordener, var én (ertemusling) fraværende i alle stikkprøvene fra Langengelva, der også dominansen av én gruppe (døgnfluelarver) var større. Langengelva hadde derfor lavere rikdom og lavere diversitet på ordensnivå. Fossene hadde ingen innvirkning på mangfoldet på dette nivået.

På artsnivå innenfor de tre ordenene vårfluer, steinfluer og døgnfluer er mangfoldet

**Figur 10.3.** Effekten på den effektive metapopulasjonsstørrelsen av laks i Sognefjorden som en funksjon av at Lærdalselvas gytebestand varierer fra 0 til 540.



**Figur 10.4.** Artsmangfold hos utvalgte grupper av vanninsekter fra Sæterelva og Langengelva i Ingdalsvassdraget.



Figur 10.4. Fortsetter

rikest i Langengelva. Summert over disse tre insektordenene, fant vi i alt 31 arter i Langengelva mens vi kun påviste 22 i Sæterelva. Vi fant både en signifikant høyere artsrikdom og en signifikant høyere artsdiversitet i Langengelva enn i Sæterelva. Vi testet også om det var forskjeller i mangfold ovenfor og nedenfor fossene. Fossene hadde ingen innvirkning på artsrikdommen med til sammen 32 arter både ovenfor og nedenfor. Målt som artsdiversitet, derimot,

fant vi signifikant høyere mangfold nedenfor enn ovenfor fossene (Figur 10.5). På individnivå var tettheten av vanninsekter høyere i Langengelva enn i Sæterelva, og høyere ovenfor enn nedenfor fossene i begge tilløpselver.

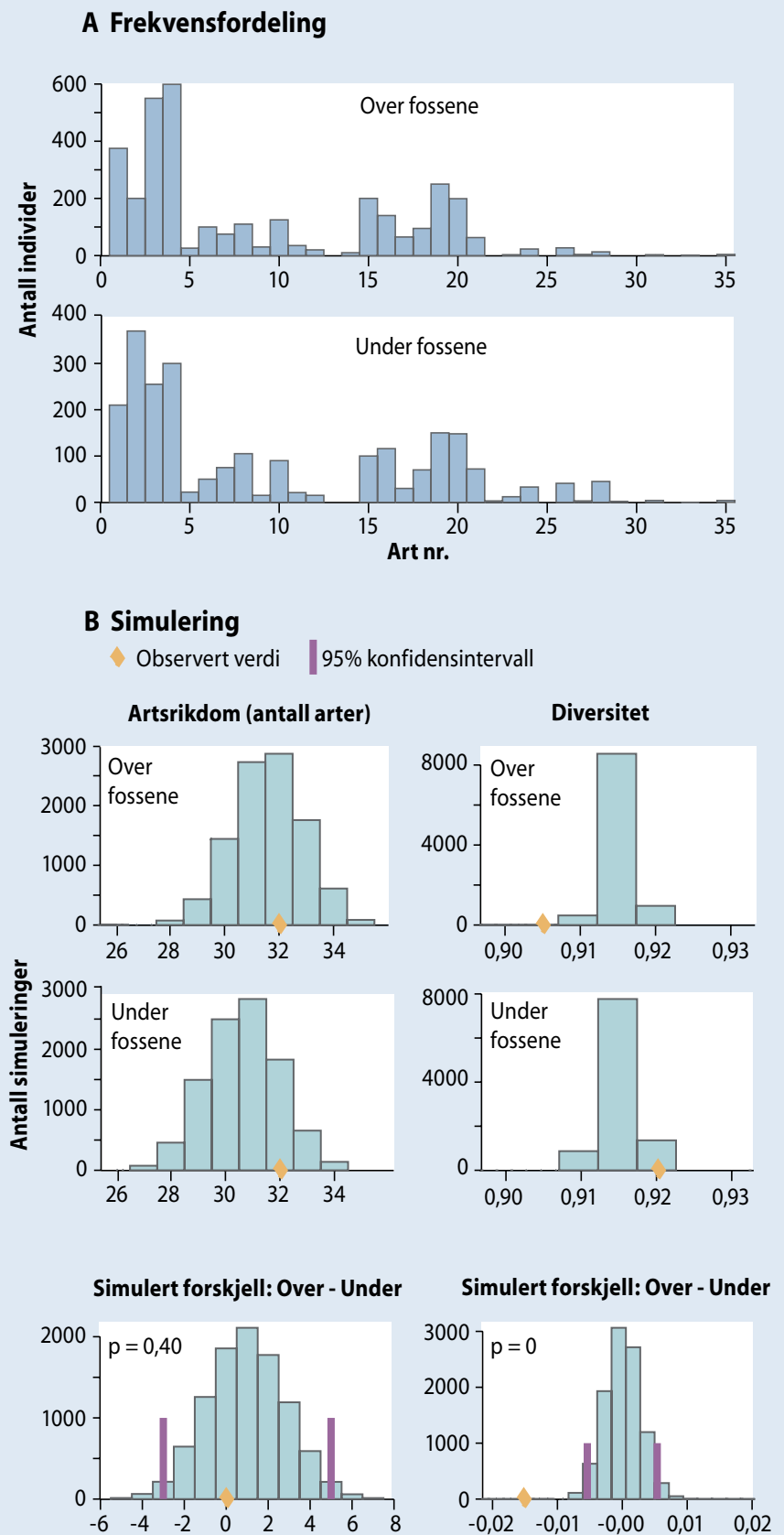
De utsatte laksungene i Ingdalselva må antas å øke predasjonstrykket på ferskvannsinvertebrater nedenfor fossene i begge sideelvene. Effekten av laksungene

på mangfold og individtetthet trenger imidlertid ikke være entydig. Vi må anta at det er spesielt store steinfluer og vårfluer som er mest utsatt for predasjon. Siden flere av disse er predatorer selv, kan fiskens predasjon på dem øke tettheten og mangfoldet av andre, mindre arter av vanninsekter og andre virvelløse dyr. Det er derfor ikke urimelig å finne økt artsdiversitet av ferskvannsinsekter sammen med økt predasjonstrykk.

## Forvaltningsmessige implikasjoner

På bakgrunn av undersøkelsene har vi utledet følgende teser om forvaltningen av biologisk mangfold:

- Genetisk variasjon må vurderes på flere organisasjonsnivåer (populasjon, metapopulasjon) før gjennomføring av forvaltningstiltak.
- Forvaltningstiltak (dammer, fisketrapper, innføring av eksotiske arter, høsting) påvirker biologisk mangfold på ulike organisasjonsnivå fra gener til samfunn.
- Store, produktive enkeltbestander kan være viktige for opprettholdelsen av genetisk mangfold innenfor store regioner. Det er imidlertid også viktig å opprettholde bestandenes størrelse i nærliggende små bestander, kanskje spesielt når de store bestandene utsettes for en naturlig eller menneskeskapt trussel (for eksempel en dødelig parasitt som *Gyrodactylus salaris*).
- Ulike høstingsstrategier kan anvendes for å øke fangsten (av fisk) uten samtidig å øke tapet av genetisk mangfold. Dette kan gjøres ved å høste de produktive bestandene hardere enn de mindre produktive.



**Figur 10.5.** Test av forskjeller i artsrikdom og –diversitet hos tre insektordener mellom lokaliteter ovenfor og nedenfor fosser i Ingdalselva.

# 11. Ny viten

Ved forvaltningen av planter og dyr er det viktig å ta hensyn til de økologiske forholdene lokalt, så vel som de forvaltede artenes biologi.

Treslagsskifte fra bjørk til gran i kystskogene i Nord-Norge påvirker faunaen, men effekten varierer mellom skogstyper. Generelt har rike lauvskoger større forekomst av snegler, meitemark og fugler enn barskogsområder. Innføringen av fremmede treslag på Vestlandet, som sitkagran, har endret lysforhold, strølag og jordbunnsfaunaen. Med fremmede treslag kommer også nye sopparter. Ved innføring av nye arter er det viktig å vurdere sjansen for spredning over tid.

Rein kan overbeite ressursgrunnlaget, men problemet varierer mellom områder. I områder uten kontinentale vinterbeiter som Nordland og Troms, holdes reinantall og slakteuttak på et lavt nivå, og området overbeites ikke. I områder med kontinentale vinterbeiter, som Finnmark og i Sør Norge, ser bestandene derimot ut til å kunne vokse utover bæreevnen hvis de ikke høstes tilstrekkelig. Bærekraftig reindrift i disse områdene avhenger av intensiv høsting for å holde reinantallet stabilt, vektene høye, og redusere sårbarheten for dårlig vinterklima og rovdyr. I andre distrikter, spesielt i fellesbeiteområdene i Finnmark, varierer reinantallet praktisk talt uavhengig av høstingen. Dette resulterer i lav produksjon, lave slaktevekter, et fluktuerende reinantall, og stor sårbarhet overfor vanskelige vintre. I disse områdene ønsker man store flokker framfor høy produksjon. Denne situasjonen opprettholdes gjennom økonomisk subsidiering av næringen.

Sauebeiting kan utarme vegetasjonen i fjellet, og for å beskytte seg, kan plantene produsere giftstoffer som reduserer beitemulighetene for hare, rype og lemen. Sauen kan imidlertid også bidra til økt artsmangfold og høy produktivitet i fjellet, fordi beiteeffekten varierer med beitetrykket og dyrenes næringstilgang.

I Skandinavia har bestandene av store rovdyr økt i senere år. Større bestander av ulv og gaupe bidrar til å restaurere de opprinnelige økologiske prosessene, men gir oss økte utfordringer i hjorteviltforvaltningen. Rovdyr har flere effekter på byttedyrene enn bare å drepe dem. Byttedyrene kan forandre atferd og habitatbruk, og predasjonen vil forandre forholdene for mange åtseletere og nedbrytere. Predasjonen fører til at høstingsnivået på hjorteviltet mange steder må reduseres.

Overgjødning av innsjøer fører til økt produksjon av organisk materiale med oksygensvinn og redusert bunndyr- og fiskeproduksjon som resultat. Reduseres røyebestanden synker planktonpredasjonen, og derved endres disse næringsdyrenes størrelsesfordeling og mangfold. Slike kjedereaksjoner over flere nivåer i næringsnettene, kalles kaskadeeffekter.

Konkurransen kan påvirke tilveksten hos fisk. Hos røye, for eksempel, synes tilveksten å synke allerede ved forholdsvis lav tetthet, og virkningen er sterkere for store enn små individer; antakelig fordi små individer utnytter dyreplankton mest effektivt. Mens ørreten eter mest bunndyr og overflateinsekter, foretrekker røya å ete planktonkrepsdyr, uavhengig av om det er ørret tilstede eller ikke. Over hundre år uten konkurranse fra ørret synes ikke å ha endret dette trekket, hvilket står i kontrast til akseptert kunnskap om at røyas diett blir mer ørretlik når arten er alene.

Ved høy yngeltetthet, virker tettheten bestandsregulerende hos laks. Laksyngelen konkurrerer sterkt om ressursene hvilket fører til stor dødelighet allerede tidlig første leveår. Forvaltningstiltak for å øke rekrutteringen kan ta hensyn til dette ved å sikre at gytefisker er spredd over hele det området den kan bruke til reproduksjon. God spredningen av gytegrøpene hos laks kan gi høyere rekruttering enn flere gytegrøper innen et mindre område. På denne måten reduseres konsen-

trasjonen av laksunger og konkurransen om mat og territorier. Beskatningen bør derfor legges opp slik at gytebestanden, når fisket er over, blir mest mulig jevnt fordelt langs hele elvestrengen. Konkurransen mellom ørret og laks kan begrense produksjonen når samlet tetthet er høy. Laksungene har konkurransemessig fortrinn i strie elver på grunn av sin mer strømtilpassede kroppsform, mens ørret har konkurransefordel i mer stilleflytende vassdrag på grunn av sin høyere aggressivitet.

Flom og isgang vinterstid kan spre laksungene i elva og påvirke vinteroverlevelsen. Det er lite kunnskap om vinteroverlevelse hos laksunger på bratte elvestrekninger der flom og isgang kan flytte substratet mye. Minst 36 % overlevelse, som ble funnet i et år med liten eller ingen spredning, anses som høy.

Forvaltningstiltak (dammer, fisketrapper, innføring av eksotiske arter, høsting) påvirker biologisk mangfold på ulike nivåer fra gener til samfunn. Utvekslingen av arveanlegg mellom bestander innen arten gjør at man ved forvaltningstiltak må vurdere effektene på genetisk variasjon både på populasjonsnivå og på samlingen av nærliggende populasjoner som påvirker hverandre. Store, produktive enkeltbestander kan være viktige for opprettholdelsen av genetisk mangfold innenfor store regioner. Det er imidlertid også viktig å opprettholde bestandenes størrelse i nærliggende små bestander, kanskje spesielt når de store bestandene utsettes for en naturlig eller menneskeskapt trussel (for eksempel en dødelig parasitt som *Gyrodactylus salaris*). Ulike høstingsstrategier kan anvendes for å øke fangsten (av fisk) uten samtidig å øke tapet av genetisk mangfold. Dette kan gjøres ved å høste de produktive bestandene hardere enn de mindre produktive.

Til sammen viser dette at forvaltning av økosystemer bør baseres på høy økologisk kompetanse. For tidlig å kunne fange opp endringer i naturlige bestander av menneskelig påvirkning, er det viktig at vi opprettholder en god overvåking av viktige økosystemer.



# 12. Publikasjoner fra programmet

- Andersen, R., Bjerke, T., Brainerd, S. M., Bruteig, I., Brøseth, H., Gjerhaug, J. O., Nygaard, T., Hustad, H., Landa, A., Linnell, J. D. C., Pedersen, H. C., Skogen, K., Solberg, E., Svarstad, H., Swenson, J. E., Sæther, B. E. & Tveraa, T. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Fremtidige FoU-oppgaver knyttet til store rovdyr i Norge. - NINA Fagrapport 67: 1-14.
- Andersen, R., Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Odden, J., Liberg, O. & Sæther, B. E. 2004. When range expansion rates are faster in marginal habitats. - *Oikos* 107: 210-214.
- Andersen, R., Linnell, J. D. C. & Hustad, H. 2003. Rovvilt og samfunn i Norge: en veileder til sameksistens i det 21. århundre. - NINA Temahefte 22: 1-50.
- Andersen, R., Linnell, J. D. C., Hustad, H. & Brøseth, H. 2003. Gaupa – ei katte på randen av utryddelse? - Kronikk i *Nationen* 31/03/2003 <http://www.nationen.no/meninger/Kronikk/article563941.ece>
- Andersen, R., Linnell, J. D. C., Odden, J., Andrén, H., Sæther, B. E., Moa, P. F., Herfindal, I., Kvam, T. & Brøseth, H. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Gaupe – bestandsdynamikk, bestandsutvikling og høstingsstrategier. - NINA Fagrapport 59: 1-28.
- Andersen, R., Odden, J., Linnell, J. D. C., Odden, M., Herfindal, I., Panzacchi, M., Høgseth, Ø., Gangås, L., Brøseth, H., Solberg, E. J. & Hjeljord, O. 2005. Rovvilt og Samfunn (RoSa). Gaupe og rådyr i Sørøst-Norge. Oversikt over gjennomførte aktiviteter 1995-2004. - NINA Rapport 29: 1-44.
- Andersen, R., Linnell, J. D. C. & Solberg, E. J. I trykken. The future role of large carnivores on terrestrial trophic interactions: the northern temperate view. - I Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. (red.) *The impact of large mammalian herbivores on biodiversity: Ecosystem structure and function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Andrén, H., Linnell, J. D. C., Liberg, O., Ahlqvist, P., Andersen, R., Danell, A., Franzén, R., Kvam, T., Odden, J. & Segerström, P. 2002. Estimating total lynx (*Lynx lynx*) population size from censuses of family groups. - *Wildlife Biology* 8: 299-306
- Arneberg, A., Nygaard, P.H. & Stabbetorp, O.E. I trykken. Decomposition in Icelandic forests. - I Proceedings of the conference "Effects of Afforestation on Ecosystems, Landscape & Rural Development", June 18th – 22nd, 2005, Reykholt, Island.
- Brainerd, S., Brøseth, H. & Odden, J. 2005. Gaupetakseringer – et viktig bidrag til forvaltningen. - *Jakt & Fiske* 2005 (1).
- Breitenmoser, U., Angst, C., Landry, J. M., Breitenmoser-Würsten, C., Linnell, J. D. C. & Weber, J. M. 2005. Non-lethal techniques for reducing predation. - I Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. (red.) *People & wildlife: conflict or co-existence*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bunnefeld, N., Linnell, J. D. C., Odden, J. & Andersen, R. I trykken. Risk-taking by Eurasian lynx in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status. - *Journal of Zoology*.
- Bunnefeld, N. 2003. Risk-taking by Eurasian lynx in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status. MSc thesis, University of Groningen, Nederland.
- Einarsen, G., V. H. Hausner, V.H., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. 2005. Predation on artificial ground nests in birch forests fragmented by spruce plantations. – Cand. scient. oppgave, Univ. Tromsø.
- Fauchald, P., Tveraa, T., Henaug, C. & Yoccoz, N.G. 2004. Reproductive allocation in reindeers: a feeding experiment. - *Oikos* 107: 583-591.
- Fauchald, P., Tveraa, T., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. 2004. En økologisk bærekraftig reindrift – Hva begrenser naturlig produksjon og høsting? - NINA Fagrapport 76.
- Fjellberg, A., Nygaard, P.H. & Stabbetorp, O.E. I trykken. Structural changes in Collembola populations following replanting of birch forest with spruce in North Norway. – I Proceedings of the conference "Effects of Afforestation on Ecosystems, Landscape & Rural Development", June 18th – 22nd, 2005, Reykholt, Island.
- Forseth, T., Ugedal, O., Jonsson, B. & Fleming, I.A. 2003. Ecological character displacement in Arctic charr caused by competition from brown trout. - *Oikos* 101: 467-478.
- Grøtan, V., Sæther, B. E., Engen, S., Solberg, E. J., Linnell, J. D. C., Andersen, R., Brøseth, H. & Lund, E. 2005. Climate causes large scale spatial synchrony in population fluctuations of a temperate herbivore. - *Ecology* 86: 1472-1482.
- Hausner, V. H. 2001. Scenarios for managing biodiversity in coastal birch forests fragmented by spruce plantations. – Dr. scient. avhandling, Univ. Tromsø.
- Hausner, V. H., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: Birds in northern coastal birch forests. - *Ecological Applications* 13: 999-1012.
- Hausner, V. H., Yoccoz, N.G., Strann, K.B. & Ims, R.A. 2002. Changes in bird communities by planting non-native spruce in coastal birch forests of northern Norway. - *Ecoscience* 9: 470-481.
- Henriksen, H., Andersen, R., Hewison, A. J. M., Gaillard, J. M., Bronndal, M., Jonsson, S., Linnell, J. D. C. & Odden, J. 2005. Reproductive biology of captive Eurasian lynx *Lynx lynx*? - *European Journal of Wildlife Research* 51: 151-156
- Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Moa, P. F., Odden, J., Austmo, L. B., Andersen, R. I trykken. Does recreational hunting of lynx redu-

- ce depredation losses of domestic sheep. - Journal of Wildlife Management.
- Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Odden, J., Nilsen, E. B., Andersen, R. 2005. Prey density, environmental productivity, and home range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). - Journal of Zoology 265: 63-71.
- Hindar, K. & Aas, Ø. 2005. Introduced organisms and their effects on wild salmon. S. 17-20 i Hopkins, C. C. E. (red.) Workshop on introduced marine organisms. - DN-Utredning 2005-1, Trondheim.
- Hindar, K., Sættem, L.M. & Tufto, J. 2002. *Gyrodactylus salaris* og genressurser hos laks: effekt av ulike forvaltningstiltak. - S. 29-34 i Direktoratet for naturforvaltning. Villaksseminaret 2001. *Gyrodactylus salaris* – kvelertak på laksen? DN-notat 2002-2, ISBN 82-7072-450-5.
- Hindar, K., Tufto, J., Sættem, L.M. & Balstad, T. 2004. Conservation of genetic variation in harvested salmon populations. - ICES Journal of Marine Science 61: 1389-1397.
- Holm, K., Svendsen, B. & Tveit, H. 2002. Analyse av egnede arealer for de fire store rovdyra i Norge basert på dagens flerbrukslandskap. - Prosjektoppgave, Høgskolen i Gjøvik.
- Lande, U. S. 2003. GIS models in carnivore planning - a case study of wolverines in southern Norway. - Hovedfagsoppgave i zoologi, NTNU, Trondheim.
- Lande, U. S., Linnell, J. D. C., Herfindal, I., Salvatori, V., Brøseth, H., Andersen, R., Odden, J., Andrén, H., Karlsson, J., Willebrand, T., Persson, J., Landa, A., May, R., Dahle, B. & Swenson, J. E. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Potensielle leveområder for store rovdyr i Skandinavia: GIS-analyser på et økoregionalt nivå. - NINA Fagrapport 64: 1-31.
- Lehre, C. F. 2003. Hunngaupers aktivitet i hiperioden. - Hovedfagsoppgave i naturvitenskapelige fag, NLH, Ås.
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. - Biology Letters 1: 17-20.
- Linnell, J. D. C. 2003. Living with wolves. - Wolf print, Newsletter of the UK Wolf Conservation Trust 18: 15.
- Linnell, J. D. C. 2003. Knowledge at what cost? - Wolf print, Newsletter of the UK Wolf Conservation Trust 17: 12-13.
- Linnell, J. D. C. 2003. The fear of wolves – is it justified? - MMD (A Latvian nature / hunting magazine).
- Linnell, J. D. C. 2004. A new predator policy for Norway. - Large Carnivore Initiative for Europe Feature Article Series 1 July 2004 (www.lcie.org).
- Linnell, J. D. C. 2004. Controversial origins: a story of wolves, conspiracy, black helicopters and things that go bump in the night. - Wolf print, Newsletter of the UK Wolf Conservation Trust 21: 12-13.
- Linnell, J. D. C. 2004. Focus on wolf poaching in Scandinavia. - Large Carnivore Initiative for Europe Feature Article Series 2 August 2004 (www.lcie.org).
- Linnell, J. D. C. 2004. Wolves and dogs: ancestors, prey, competitors, guardians and hybrids. - Large Carnivore Initiative for Europe Feature Article Series 3 August 2004 (www.lcie.org).
- Linnell, J. D. C. 2004. Wolves returning to Germany: opportunity and challenge. - Large Carnivore Initiative for Europe Feature Article Series 4 August 2004 (www.lcie.org).
- Linnell, J. D. C. & Andersen, R. 2003. Er ikke innvandret ulv et ålreit dyr? - Kronikk i VG 24/9/2003: 45.
- Linnell, J. D. C. & Brainerd, S. 2003. Berettiget ulvetrykt? - Villmarksliv 10-2003: 22-26.
- Linnell, J.D.C. & Brøseth, H. 2004: Norway. – S. 146-153 i von Arx, M., Breitenmoser-Würsten, C., Zimmermann, F. & Breitenmoser, U. (red.) Status and conservation of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Europe in 2001. KORA bericht.
- Linnell, J. D. C. & Andersen, R. (2001) Blinded by the view: an ecological landscape is more than just pretty scenery. - Fauna Norvegica 21: 34.
- Linnell, J. D. C. & Bjerke, T. (red. ) 2002. Frykten for ulven: en tverrfaglig utredning. - NINA Oppdragsmelding 722: 1-110.
- Linnell, J. D. C., Andersen, R. & Odden, J. 2002. From a green heaven to a white hell. - Moose and Deer 1: 9-11.
- Linnell, J. D. C., Andrén, H., Odden, J., Liberg, O., Andersen, R. Moa, P. & Kvam, T. 2001. Home range size and choice of management strategy for lynx in Scandinavia. - Environmental Management 27: 869-879.
- Linnell, J. D. C., Brøseth, H., Solberg, E. J. & Brainerd, S. M. I trykken. The origins of the southern Scandinavian wolf population: potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. - Wildlife Biology.
- Linnell, J. D. C., Fiske, P., Herfindal, I., Odden, J., Brøseth, H. & Andersen, R. I trykken. An evaluation of structured snow-track surveys to monitor Eurasian lynx *Lynx lynx* populations. - Wildlife Biology.
- Linnell, J. D. C., Lande, U. S., Skogen, K., Hustad, H. & Andersen, R. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Forvaltningsscenarier for store rovdyr i Norge. - NINA Fagrapport 64: 1-43.
- Linnell, J. D. C., Nilsen, E. B., & Andersen, R. 2004. Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in an agricultural landscape. - Acta Theriologica 49: 103-111.
- Linnell, J. D. C., Nilsen, E. B., Lande, U. S., Herfindal, I., Odden, J., Skogen, K., Andersen, R. & Breitenmoser, U. 2005. Zoning as a means of mitigating conflicts with large carnivores: principles and reality. - S. 163-174 i Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. (red.) People & Wildlife: conflict or co-existence. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- Linnell, J. D. C., Odden, J., Andersen, R., Andersen, R. & Landa, A. 2001. Den biologiske bakgrunnen for forvaltning av gaupe og

- jerv i Norge. - I Guldvik, I. & Arnesen, T. (red.) Med rovdyr og politikk i utmarka. Evaluering av rådgivende utvalg for rovviltforvaltning og forsøk med rovviltneemnder. Østlandsforskning Rapport 02/2001.
- Linnell, J. D. C., Odden, J., Andrén, H., Liberg, O., Andersen, R., Moa, P.F., Kvam, T., Segerström, P., Schmidt, K., Jedrzejewski, W. & Okarma, H. I trykken. Distance rules for minimum counts of Eurasian lynx *Lynx lynx* family groups under different ecological conditions. - *Wildlife Biology*.
- Linnell, J. D. C., Promberger, C., Boitani, L., Swenson, J. E., Breitenmoser, U. & Andersen, R. 2005. The linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the "half-full" forests of Europe. - S. 381-398 i Ray, J. C., Berger, J. & Redford, K. H. (red.) *Carnivorous animals and biodiversity: does conserving one save the other?* Island Press, Washington, D.C.
- Linnell, J. D. C., Solberg, E. J., Brainerd, S., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P. & Kojola, I. 2003. Is the fear of wolves justified? A Fennoscandian perspective. - *Acta Zoologica Lituanica* 13: 27-33.
- Linnell, J. D. C., Swenson, J. E. & Andersen, R. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. - *Animal Conservation* 4: 345-350.
- Melis, C., Teurlings, I., Linnell, J. D. C., Andersen, R. & Bordoni, A. 2004. Influence of a deer carcass on coleopteran diversity in a Scandinavian boreal forest: a preliminary study. - *European Journal of Wildlife Research* 50: 146-149.
- Mikkelsen, R. J. 2002. The significance of predation compared to traffic accidents affecting populations of moose and roe deer in southeastern Norway. - Hovedfagsoppgave i Skogfag, NLH, Ås.
- Moa, P. F., Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Overskaug, K., Kvam, T. & Andersen, R. I trykken. Does the spatiotemporal distribution of livestock influence forage patch selection in Eurasian lynx? - *Wildlife Biology*.
- Moa, P. F., Herfindal, I., Odden, J., Linnell, J. D. C., Austmo, L. B. & Andersen, R. 2003. Harkvotekjakt på gaupe redusert tapet av lam på utmarksbeite? - S. 29-32 i Brainerd, S. M. (red.) *Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Konfliktdependente tiltak i rovviltforvaltningen*. - NINA Fagrapport 66.
- Nilsen, E. B. 2002. Availability of preferred habitat affects fitness components in female roe deer (*Capreolus capreolus*). - Hovedfagsoppgave i zoologi, NTNU, Trondheim.
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. C. & Andersen, R. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. - *Journal of Animal Ecology* 73: 44-50.
- Nilsen, E. B., Herfindal, I. & Linnell, J. D. C. 2005. Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote sensing estimates of environmental productivity? - *Ecoscience* 12: 68-75.
- Nilsen, E. B., Pettersen, T., Gundersen, H., Milner, J. M., Mysterud, A., Solberg, E. J., Andreassen, H. P. & Stenseth, N. C. 2005. Moose harvesting strategies in the presence of wolves. - *Journal of Applied Ecology* 42: 389-399.
- Odden, J., Linnell, J. D. C., Andersen, R., Moa, P. F. & Kvam, T. 2002. Do problem individuals really exist? Age and sex specific depredation rates by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) on free-ranging domestic sheep in Norway. - *Journal of Wildlife Management* 98-105.
- Odden, J., Linnell, J. D. C., Gangås, L. & Andersen, R. 2002. Hva har sju års forskning på gaupe lært oss? - *Våre Rovdyr 2002*: 36-45.
- Odden, J., Linnell, J., Odden, M., Panzacchi, M., Hjeljord, O. & Andersen, R. 2004. Årsrapport fra NINA prosjektene: "Gaupe- og rådyrprosjektet i Sørøst-Norge" og "Rødrevens økologi: et pilot studie". - NINA Minirapport 56: 1-18.
- Odden, J., Solvang, H., Maartmann, E., Wabakken, P., Linnell, J., Andersen, R., Haagenrud, H., Lunqvist, O. & Solberg, H. O. 2001. Registrering av gaupe og ulv i Hedmark 2001. Rapport fra registrering 13. januar 2001. - Fylkesmannen i Hedmark Miljøvernvedelingen rapport II.
- Rusch, G.M., Nygård, T., Spörndli, C., Gjershaug, J.O. & Skarpe, C. 2003. Fjellet og sauen - og samspillet. - *Villreinen 2003*.
- Rusch, G. M., Skarpe, C. & Halley, D. 2005. Are plant attributes that predict growth related to soil fertility and herbivore patch-choice in Norwegian mountain vegetation? LEDA traitbase case study, Norway. - [www.leda-traitbase.org](http://www.leda-traitbase.org)
- Røskaft, E., Bjerke, T., Kaltenborn, B., Linnell, J. D. C. & Andersen, R. 2003. Patterns of self reported fear towards large carnivores among the Norwegian public. - *Evolution and Human Behaviour* 24: 184-198.
- Skarpe, C. & Halley, D. 2005. Renens bruk av arealer i förhållande till beteskvalitet och störning - behov av forskning? - *Rangifer Report* 10: 83-87.
- Solberg, E. J., Sand, H., Linnell, J. D. C., Brainerd, S. M., Andersen, R., Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J. E., Strand, O. & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Store rovdyns innvirkning på hjorteviltet i Norge: økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. - NINA Fagrapport 63: 1-75
- Tufto, J. & Hindar, K. 2003. Effective size in management and conservation of subdivided populations. - *Journal of Theoretical Biology* 222: 273-281.
- Tveraa, T., Fauchald, P., Henaug, C. & Yoccoz, N.G. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. - *Oecologia* 127: 370-376.
- van Mil, J. A. (2003) The vertebrate scavenger assemblage of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) carcasses in southeast Norway. - MSc Thesis, Wageningen University, Nederland.



## NINAs publikasjoner

### NINA Rapport

Dette er en ny, elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

### NINA Temahefte

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

### NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

### Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

# NINA Temahefte 33

ISSN 0804-421X

ISBN 82-426-1615-9



## Norsk institutt for naturforskning NINA

NINA Hovedkontor

Postadresse: NO-7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, NO-7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

Organisasjonsnummer: 9500 37 687

<http://www.nina.no>